WEIGEL
Buchhandlung (für Natur-
wissenschaften) Herbarien
Leipzig, Königstr. 1

Gen. Bot.
$1.00

147a

58.631

Stechert-Hafner
Inc.
31 E. 10 St.
New York 3

Bo
N

EXPERIMENTELLE UNTERSUCHUNGEN

ÜBER

DAS WACHSTUM DER ZELLMEMBRAN.

HABILITATIONSSCHRIFT

DER

HOHEN PHILOSOPHISCHEN FACULTÄT DER KGL. JULIUS-MAXIMILIANS-UNIVERSITÄT ZU WÜRZBURG

ZUR ERLANGUNG DER VENIA LEGENDI

ÜBERREICHT VON

FRITZ NOLL, DR. PHIL.

AUS FRANKFURT AM MAIN.

MIT EINER TAFEL.

474218
27.4.88

WÜRZBURG 1887.

DRUCK VON AUG. WEISBROD, FRANKFURT AM MAIN.

SEINER HOCHGEBOREN

DEM

HERRN KARL AUGUST GRAFEN BOSE, D$^{R.}_{=}$ h. c.

DEM HOCHHERZIGEN FÖRDERER BIOLOGISCHER FORSCHUNG

GEWIDMET

IN DANKBARKEIT UND VEREHRUNG

VOM VERFASSER.

Experimentelle Untersuchungen

über

das Wachstum der Zellmembran.

Von

Dr. **Fritz Noll.**

(Mit einer Tafel.)

Während die aus unorganisirter Materie gebildeten und eines „Wachstums“ fähigen Körper von gesetzmäfsigen Formen, nämlich die Krystalle, durch Anlagerung neuer Substanzteile auf ihre Oberfläche sich vergröfsern, ist bei organisirten lebenden Körpern ein Wachstum durch Einlagerung neuer Substanz zwischen die schon vorhandenen Substanzteilchen möglich, und in der That weit verbreitet.

Die Undurchdringbarkeit der Materie bringt es aber mit sich, dafs dieses Wachstum durch „Intussusception“ bei den letztgenannten Körpern doch schliefslich wieder auf „Apposition“ beruht, sobald man nämlich die kleinsten Bausteine derselben in Betracht zieht. Bei diesen kann schliefslich nur eine Aneinanderlagerung, sei es von Atomen (bei chemischen Veränderungen), sei es von Molecülen oder Molecülcomplexen stattfinden. Ein Wachstum durch Intussusception werden daher nur gröfsere Einheiten besitzen können, während dasselbe bei den, diese Einheiten zusammensetzenden Teilen niederer Ordnung an irgend einer Grenze notwendig durch Apposition ersetzt werden mufs. So würde man von einem Baume als Ganzes sagen, er wachse durch Intussusception, auch wenn seine einzelnen Zellen ausschliefslich durch Apposition sich vergröfsern würden.

Es kommt also, wie man sieht, bei der Frage, ob Intussusceptionswachstum oder Appositionswachstum, zunächst auf eine genaue Normierung der zu betrachtenden Einheit an.

Die Einheit, welche in den nachfolgenden Untersuchungen in Betracht gezogen werden soll, ist die Membran der pflanzlichen Zelle. Für dieselbe sind nach den eben gegebenen

einleitenden Bemerkungen beiderlei Wachstumsweisen möglich, und wir finden in der Geschichte der Botanik auch beide Anschauungen vertreten. Es ist dabei von Interesse, zu sehen, wie die beiden auf jene Wachstumsmodi gegründeten Theorieen sich aber nicht etwa gleichzeitig und gleichmächtig gegenüberstanden, sondern wie beide ihre Jahre gehabt haben, wo sie fast alleinherrschend die jeweilige Anschauung bestimmten.

Schon bald nach der Entdeckung der Zelle und nach Beginn pflanzenhistologischer Untersuchungen fiel der geschichte Bau besonders dicker Membranen auf. Die Schichten, welche, dem Umfange der Zelle parallel laufend, geradezu in einander geschachtelt erscheinen, führten die ersten unbefangenen Beobachter auf den nächstliegenden Gedanken, dafs diese Schichten nach einander entstanden seien und einander aufgelagert worden seien. Besonders klar finden wir das ausgesprochen von den Histologen aus der ersten Hälfte unseres Jahrhunderts. Meyen, besonders aber Schleiden, v. Mohl, Unger und Schacht fassen die Auflagerung als von innen her entstanden auf. Mulder und Harting nahmen aufserdem noch eine Bildung neuer Schichten auf der Aufsenseite der primären Zellwand an. Th. Hartig schliefslich leugnete die Apposition von innen her und gab nur eine solche von aufsen her zu. So verschieden aber auch diese Meinungen im Einzelnen sind — darin stimmen sie alle überein, dafs sie ausschliefslich Appositionswachstum voraussetzen. Von Pringsheim[1]) und Crüger[2]) wurde dann auf die Entstehung der Zellwandverdickung aus dem Protoplasma der Zelle hingewiesen. Pringsheim nahm eine directe Umbildung der Hautschicht des Protoplasmas in Zellwand an, und Crüger beobachtete an Zellen mit spiraliger Wandverdickung, dafs die Sculpturen derselben von dem Protoplasma vorgebildet wurden und aus diesem (aus „Protoplasmaströmchen“) hervorgingen. Auch Nägeli, dessen geistvolle spätere Ausführungen die Appositionstheorie einmal ganz in Vergessenheit bringen sollten, steht in seinen früheren Aufsätzen noch vollständig auf dem Boden der alten Lehre.

Es ist vielleicht von Interesse, die Ansicht dieses Autors hier wiederzugeben, wie er sie in den Aufsätzen über *Caulerpa prolifera*[3]) und über „Zellenkerne, Zellenbildung und Zellenwachstum bei den Pflanzen“[4]) so klar ausgesprochen hat. *Caulerpa prolifera*, deren Anatomie

---

1) Untersuchungen über den Bau und die Bildung der Pflanzenzelle. Berlin 1854.

2) Westindische Fragmente. VI. Zur Entwicklungsgeschichte der Zellenwand. Bot. Ztg. 1855, Nr. 35 und Nr. 36.

3) Zeitschrift für wissenschaftliche Botanik von Schleiden und Nägeli. Zürich 1844. Erstes Heft, pag. 134.

4) l. c. Erstes Heft 1844 und Drittes und Viertes (!) Heft 1846 pag. 22.

und Wachstum in dem erstgenannten Aufsatze eingehend geschildert wird, ist es ja gerade, welche später für die Theorie der Intussusception bei Membranen ins Vordertreffen gestellt und die dann noch später von den Anfechtern dieser Theorie als schneidige Gegenwaffe benutzt wurde. (Es möge vorausgeschickt werden, dafs Nägeli die dicke Zellmembran der *Caulerpa,* welche eine starke Cuticula entwickelt, damals so auffasste, dafs sie aus der ursprünglichen Membran bestehe, der innen die Verdickungsschichten, aufsen die ausgeschiedene „Extracellularsubstanz" aufgelagert sei. Dabei hielt er die Trennungslinie zwischen Membran und Cuticula für die ursprüugliche Zellmembran). Er sagt pag. 136: „Die innere Haut wird durch die von innen abgelagerten Verdickungsschichten gebildet." Von den Zellstoffbalken dieser Pflanze sagt er, dafs ihr Wachsen in die Dicke „höchst wahrscheinlich als Schichtenablagerug stattfindet, da die zuweilen sichtbare concentrische Streifung eine lamellenartige Structur nachweist" (pag. 146). In dem zweiten Nägeli'schen Aufsatze finden wir dieselbe Anschauung von der Apposition vertreten: „Die Verdickung der Zellwandungen geschieht bekanntermafsen durch Anlagerung neuer Schichten. Diese neuen Schichten werden zwischen der Zellwandung und der Schleimschicht (d. i. Protoplasma) erzeugt. Dieses Factum (!) gestattet keine andre Erklärung als die, dafs die Schleimschicht (oder der Inhalt durch die Schleimschicht) organische stickstofflose Molecüle ausscheidet, welche die neue Verdickungsschicht bilden" (pag. 52, Heft III u. VI).

Das Flächenwachstum der Membran wird merkwürdigerweise von den genannten Autoren nur sehr wenig beachtet; nur ganz flüchtig wird seiner Erwähnung gethan. Schacht begnügt sich in seinem „Lehrbuch der Anatomie und Physiologie der Gewächse" vom Jahre 1865 mit dem kurzen Hinweis: „Mit dem Gröfserwerden der Zelle selbst ist natürlich auch ein Wachstum ihrer Membran verbunden; dieselbe wächst mit der Zelle wahrscheinlich durch Ausdehnung" (pag. 20). Nägeli unterscheidet bei dem Wachstum des Caulerpa-Rhizomes Orte der Neubildung von Membran und Orte der Ausdehnung. Es bleibt dabei aber unentschieden, ob das Wort „Ausdehnung" in aktivem oder in passivem Sinne gebraucht wird,[1]) doch scheint Nägeli mit der Bemerkung, dafs die Membran durch allseitiges Wachstum sich dehne,[2]) an eine Ausdehnung im aktiven Sinne zu denken. Die Art und Weise einer solchen aktiven Ausdehnung findet sich aber nirgends näher präcisirt. Wir hören nur, dafs beim allseitigen Wachstum, welches sowohl auf die Zellenbildung als auf das

1) l. c. Heft I, pag. 143.

2) l. c. Heft III und IV, pag, 86.

Spitzenwachstum folgt, eine Ausdehnung und Verdickung der neugebildeten Membran stattfindet,[1]) wodurch das „allseitige Wachstum“ ebensowenig wie die Ausdehnung in ihren Grunderscheinungen klarer werden. Nägeli spricht aber a. a. O. auch von einem Wachstum der Membran durch „Ernährung“ und davon, dafs sich die Membran soweit „ihre Entstehung sich allmälig in das Wachstum umändere, wie jeder andere Organismus verhalte“.[2]) Es scheint diesem Autor demnach doch schon eine dunkle Vorstellung des Intussusceptionsvorganges damals vorzuschweben, wie ihn als Erster wohl Schwann ausgesprochen und auf osmotische Vorgänge in der Membran zurückgeführt hat.

Im Grofsen und Ganzen war man aber, wie aus allem Mitgetheilten zu ersehen ist, damals und bis gegen das Ende der Fünfziger Jahre nicht weit entfernt von dem Standpunkte, den die wiederbelebte Appositionstheorie heutigen Tages etwa einnimmt.

Da erschien im Jahre 1858 das in wahrem Sinne des Wortes Epoche machende Werk Nägeli's über die Stärkekörner.[3]) Die Wirkung dieses, Genialität und Gründlichkeit verbindenden Werkes ist bekannt: Die Appositionstheorie wurde von den Botanikern als ein Irrtum ohne weiteres aufgegeben und die Intussusceptionslehre beherrschte von da an die Geister. — Es könnte auf den ersten Blick wunderbar erscheinen, dafs ein einziges Werk gegenüber den Resultaten jahrelanger Forschungen diesen Bann so vollständig bewirken konnte. Wägt man aber dieses Buch gegen alles früher Geschriebene geistig ab, so erscheint nichts natürlicher, als sein enormer Einflufs auf die Botaniker jener Zeit. Erschloss doch Nägeli seiner Wissenschaft unter anderem eine neue Welt, die der Molekularmechanik organisirter Körper, eine Mechanik, deren Gesetze mathematisch und aus den äusseren Erscheinungen abgeleitet, auf die allgemeinste Eigenschaft jeder Materie, die Attraktion und Repulsion zurückgeführt wurden, und wobei doch die Eigenart der Substanz der Lebewesen gegenüber toten, anorganischen Massen, so glücklich wiedergegeben war. Bedenkt man die erfolgreiche Fundamentirung der Physik und Chemie durch die atomistische Molekulartheorie, wie sie von Dalton, Mariotte, Gay-Lussac, Avogadro und anderen zu Anfang dieses Jahrhunderts vorgenommen wurde, so versteht man die offene Aufnahme, die eine gediegene Arbeit fand, welche für die organischen Wissenschaften dasselbe

---

1) l. c. Heft III und IV, pag. 87.

2 l. c. pag. 85.

3) Physiologische Untersuchungen von C. Nägeli und C. Cramer. 2. Heft von C. Nägeli. Die Stärkekörner. Zürich 1858. (623 Seiten 4° mit 16 Tafeln.)

verhiess. Mit der neuerschlossenen Einsicht in den Molekularbau organisirter Gebilde hatte aber Nägeli, gestützt auf Beobachtungen an Stärkekörnern, die Intussusceptionstheorie auf's Engste verflochten und dies ist wohl der Hauptgrund, dafs sich dieselbe so gründlich und allgemein Eingang zu verschaffen wufste. Es geschah dies in dem Mafse, dafs selbst die objektiven Beobachtungen, welche Nägeli zur Beseitigung der Appositionstheorie geführt hatten, als ganz selbstverständlich und über jeden Zweifel erhaben betrachtet wurden. Die Dienste, welche die Intussusceptionstheorie für die Erklärung des bislang nicht recht erklärten Flächenwachstums und des sogenannten centrifugalen Dickenwachstums leistete; der Umstand, dafs sie nichts unerklärt liefs, legte auch den prinzipiellen Gegnern dieser Theorie, welche für diese Erscheinungen aber keine Erklärung abgeben konnten, Schweigen auf.

Mit der Vervollkommnung der Mikroskope und bei der vermehrten und gründlicher betriebenen anatomischen Forschung wurden jedoch bald Einzelheiten bekannt, die sich mit der Intusfusceptionstheorie nicht gut in Einklang bringen liefsen, wenigstens neben der Verdickung durch Einlagerung noch eine solche durch Anlagerung höchst wahrscheinlich machten. Es sei hier nur z. B. auf die Untersuchungen von Pfitzer[1]) über den Einschlufs von frei entstandenen Krystallen in die Zellhaut hingewiesen. Diese Krystalle konnten nur durch apponirte Zellhautschichten eingeschlossen sein; doch lag hier immer die Möglichkeit eines, zu abnormen Bildungen führenden Reizes seitens des Krystalls vor. — Im Prinzip ähnliche Beobachtungen wurden auch in neuerer Zeit noch von Strasburger und Klebs mitgetheilt. So fand Strasburger,[2]) dafs manchmal Protoplasmateile zwischen die Membranschichten der *Caulerpa* gerathen, während Klebs[3]) die Ueberlagerung von Eisenpartikelchen, die zwischen Protoplasma und Membran ausgeschieden worden waren, durch Membran beschrieb.

Weiterhin machte Dippel[4]) darauf aufmerksam, dafs der Schichtenverlauf an den Balkenansätzen von *Caulerpa*, der seitens Nägeli als ein Beweis für die Intussusception angeführt worden war, von letzterem Autor nicht richtig erkannt worden war, sondern geradezu dasjenige Bild zeigte, das Nägeli und Schwendener für den Fall, dafs Appositionswachstum stattfände, construirt hatten. Wenn sich nun auch Nägeli, wohl auf Grund seiner schon im Jahre 1844

---

1) Pfitzer. Über die Einlagerung von Kalkoxalat-Krystallen in die pflanzliche Zellhaut. Flora 1872.

2) Strasburger. Über den Bau und das Wachstum der Zellhäute. Jena 1882. pag. 5.

3) Klebs. Über die Organisation der Gallerte bei einigen Algen und Flagellatten. Unters. a. d. Bot. Institut i. Tübingen. II. Bd. 2. Heft. 1886.

4) Dippel. Die neuere Theorie über die feinere Structur der Zellhülle, betrachtet an der Hand der Thatsachen. Abhandlungen der Senckenbg. Naturf. Gesellschaft. X. Bd. 1876. pag. 181.

veröffentlichten Beobachtungen an *Caulerpa* in einem speziellen Punkte versehen hatte, so war aus dem Dippel'schen Hinweis doch nur das zu erkennen, dafs die Apposition mit Unrecht ganz ausgeschlossen worden war. Ein thatsächliches Vorliegen derselben war damit aber noch nicht erwiesen, denn gerade so gut wie in einem regelmäfsig geschichteten Stärkekorn war auch hier ausschliefsliches Wachstum durch Einlagerung möglich. Es waren durch die Befunde Dippel's nur wieder beide Möglichkeiten gegeben.

Hauptsächlich mit der Anführung des Beispieles der Caulerpa-Balken hatte Nägeli aber auf den Verlauf der Schichten und auf die Folgerungen aufmerksam gemacht, die derselbe eventuell für die Entstehungsgeschichte derselben an die Hand geben kann und hatte damit eine gröfsere Anzahl von Untersuchungen hervorgerufen, welche ergaben, dafs der Schichtenverlauf in allen Fällen recht gut mit Apposition in Einklang zu bringen sei. Die absolute Herrschaft der Einlagerungstheorie begann zweifelhaft zu werden, zumal sie auch durch die Untersuchungen von de Bary über die Bildung des Exosporiums an lebenden Peronosporeen [1]), von Schmitz [2]) und Strasburger [3]) das Privileg verlor, welches sie für die Erklärung der centrifugalen Wandverdickungen und des Flächenwachstums besafs. Es stellte sich heraus, dafs auch diese Erscheinungen durch Apposition (mit passiver Dehnung) erreicht werden können, ja, dafs der Schichtenverlauf, vor allem aber die Entwickelungsgeschichte in vielen Fällen mit der Annahme der Apposition vortrefflich harmoniren.

In der Botanischen Zeitung von 1881 [4]) zog zudem Schimper die Schlüsse in Zweifel, welche Nägeli aus seinen Beobachtungen an Stärkekörnern gezogen hatte und erklärte sich auf Grund genauer entwickelungsgeschichtlicher Beobachtungen für das Appositionswachstum jener Gebilde. Er suchte dabei darzuthun, dafs Nägeli Stärkekörner entwickelungsgeschichtlich verglichen hätte, die entwickelungsgeschichtlich nicht zusammengehörten. Während Schmitz neben der Apposition — die er in Form dünner, aus Protoplasma hervorgegangener Lamellen annimmt — ein Wachstum durch Intussusception nicht ausschliefsen will, spricht sich Strasburger dahin aus, dafs einzig und allein Appositionswachstum bei den Membranen und Stärkekörnern vorliege, dafs alle zu beobachtenden Erscheinungen daraus und aus Quellungen oder chemischen Veränderungen der abgelagerten

1) de Bary. Beiträge zur Morphologie und Physiologie der Pilze. IV. 1881. pag. 63.

2) Schmitz. Sitzungsberichte der Niederrhein. Gesellschaft für Natur- und Heilkunde zu Bonn. Bericht vom 6. Dez. 1880.

3) l. c.

4) Schimper. Bot. Ztg. 1881 No. 12—14. Erwiderung Nägeli's in No. 40, 41.

Schichten ableitbar seien. Zu dem von Schmitz und hauptsächlich von Strasburger beigebrachten reichen Beobachtungsmaterial sind dann noch weitere Thatsachen und Argumente seitens anderer Forscher wie Pfeffer,[1]) Schenck,[2]) Klebs[3]) u. a. hinzugefügt worden, welche sich der Tendenz jener anreihen.

Umgekehrt ist Wille in neuerer Zeit auf Grund von Untersuchungen: „Über die Entwickelungsgeschichte der Pollenkörner der Angiospermen und das Wachstum der Membranen durch Intussusception“ für die letztere eingetreten.

Der heutige Standpunkt der Streitfrage ist dadurch charakterisirt, dafs die beiden Theorieen, welche eine nach der anderen einmal unbeschränkte Anerkennung genossen haben, sich im Kampfe um die Zukunft gegenüber stehen. Dabei läfst es sich nicht läugnen, dass immer mehr Thatsachen zu Gunsten der Anlagerungstheorie bekannt werden, während sich die Einlagerungstheorie mehr in der Defensive befindet und sich hauptsächlich dadurch hält, dafs sie immer auch in den Fällen noch anwendbar erscheint, in denen die Appositionstheorie ihre wichtigsten Stützen sucht, nämlich in denen mit deutlichem Verlauf der Schichten. Die Deutung desselben ist, wie gesagt, in verschiedener Weise möglich und es fragt sich nur, welches der von der Natur in einem gegebenen normalen Falle thatsächlich eingeschlagene Weg ist.

Rein theoretisch ist diese Frage vorläufig kaum zu lösen, sie kann nur entwickelungsgeschichtlich an der lebenden und wachsenden Zelle oder aber experimental-physiologisch an demselben Material beantwortet werden. Den ersten Schritt zur exakten entwickelungsgeschichtlichen Untersuchung machte in neuerer Zeit Schmitz,[4]) welcher Forscher durch Fixirung und Färbung zwischen dem Protoplasma und der fertigen Zellwand dünne Lamellen fand, die ihren Reaktionen nach Übergangsstadien zwischen Protoplasma und Cellulose repräsentirten. Schmitz schlofs daraus auf die Anlagerung dünner Celluloselamellen, welche durch Metamorphose von Protoplasma-Lamellen entständen. Die angewandte Methode schliefst natürlich ein fortgesetztes Beobachten der Entwickelung an ein und derselben Zelle aus. Fortdauernde Beobachtungen an der lebenden Zelle, die klare und unzweideutige Aufklärung geben sollten, werden aber wegen der Feinheit dieser Dinge vorläufig noch gröfsere Schwierigkeiten bieten. Die Metamorphose der Protoplasmalamelle dürfte ohne Färbe- und Fixirungs-

---

1) Pfeffer. Pflanzenphysiologie.

2) Schenck, H. Untersuchungen über die Bildung von centrifugalen Wandverdickungen an Pflanzenhaaren und Epidermen. Bonn 1884.

3) Klebs. l. c.

4) l. c.

mittel schwer festzustellen sein. Der einfachere Weg ist unter den gegebenen Verhältnissen jedenfalls der experimental-physiologische, den ich deshalb einmal zu verfolgen versuchte.

Ich ging dabei von folgender Grundlage aus: Die Anatomen[1]) fanden bekanntlich vor Jahren, dafs nach der Fütterung von Krapp an Thiere der Zuwachs an Knochensubstanz sich durch rote Färbung auszeichnete, während die zu Beginn des Versuches vorhandene Knochensubstanz farblos geblieben war. Es war dadurch ein Mittel an die Hand gegeben, die Neubildungen auf den ersten Blick von den älteren Teilen zu unterscheiden.

Nachdem in den letzten Jahren durch Brandt[2]) und Certes[3]) für niedere tierische Zellen, durch Pfeffer[4]) für Pflanzenzellen der wichtige Umstand bekannt geworden war, dafs das lebende Protoplasma gewisse Anilinfarbstoffe durchläfst und sogar in gröfserer Menge im Innern der Zelle aufspeichert, war die Möglichkeit in Aussicht gestellt, die Grundidee jener Knochenwachstumsversuche auf die Membran der Pflanzenzelle oder die Stärkekörner zu übertragen. Es war damit die Möglichkeit vorauszusehen, dafs der aufgenommene Farbstoff in die neugebildeten Stärke- oder Celluloseteile mit übergehe; wahrscheinlich war die Sache ja nicht, aber eine vorherige Überlegung hätte die Rotfärbung der neuen Knochensubstanz mittels Krapp doch ebenso unwahrscheinlich erscheinen lassen. Es mufste eben einmal der Versuch mit möglichst vielen und verschiedenen Pflanzen und mit möglichst vielen und verschiedenen Farbstoffen gemacht werden. Es wurden zu diesem Zwecke Wasserpflanzen und Phanerogamenwurzeln in verdünnte Farblösungen gebracht und nach genügender Farbspeicherung günstigen Ernährugsverhältnissen ausgesetzt. Das Versuchsresultat war bezüglich des erwünschten Resultates jedoch in allen Fällen ein negatives; weder die Membran noch die Stärke zeigte sich gefärbt. — Wäre eine Färbung erfolgt, so hätte man aus der Farbverteilung wahrscheinlich auf Apposition oder Intussusception schliefsen können, wobei besonders im Falle der Apposition die Verhältnisse klar gelegen hätten.

---

1) Duhamel, Mém. de l'Acad. de Paris 1742 u. 43.

2) Brandt, Biologisches Centralblatt 1881, Bd. I, beobachtete Bismarckbraunfärbung von Protozoen, Hämatoxylinfärbung von lebendigen Amöben und Sonnentierchen.

3) Certes (Zoologischer Anzeiger 1881) teilte mit, dafs lebende weifse Blutkörperchen sich mit Cyanin färben.

4) Pfeffer, Vorläufige Mitteilungen über Stoffaufnahme, Bot. Ztg. 1886, Nr. 6. In dem, mir leider erst nach Ausführung dieser Untersuchungen zur Hand gekommenen ausführlichen Aufsatze: Über Aufnahme von Anilinfarben in lebende Zellen (Unters. Bot. Inst. Tübingen, III. Bd. Heft 2) teilt Pf. in einer Anmerkung mit, dafs er Berliner Blau in die Zellhaut einlagerte, dafs sich die Membran aber nicht vollständig färbte und sich so die Hoffnung nicht realisierte, auf diese Weise ein Mittel zu erhalten, das den Vorgang des Dickenwachstums der Zellwände in unzweifelhafter Weise zu entscheiden gestattet hätte.

Nach diesen vergeblichen Versuchen, die ich hier aber kurz erwähnt haben möchte, um Collegen etwaige Bemühungen in dieser Richtung zu ersparen, versuchte ich es, den entgegengesetzten Weg einzuschlagen, nämlich die zu Beginn des Experimentes vorhandene Membran an der lebenden Pflanze deutlich durch Färbung kenntlich zu machen. Auch so war ja eine Beantwortung der gestellten Frage seitens der Pflanze selbst zu erwarten. Findet nämlich das Wachstum einer gefärbten Membran durch Intussusception statt, so mufs dieselbe in ihrem ganzen Umfange gefärbt bleiben; der Farbenton wird mit der Verdickung oder der Verlängerung nur blasser werden müssen, und zwar um so mehr an den Stellen, wo das stärkste Wachstum sich einstellt. Ein Wachstum durch Apposition mufs sich ebenso unverkennbar durch Auflagerung völlig ungefärbter Schichten auf die gefärbten zu erkennen geben.

Im Frühjahr und Sommer 1886 stellte ich zunächst Versuche mit Holz, Sklerenchym und Hartbast an, deren Zellmembranen sich sowohl durch starke Verdickung, als durch reichliche Aufnahme von Farbstoffen auszeichnen. Zu den Versuchen wurden Pflanzen gewählt, welche sich leicht durch Stecklinge fortpflanzen lassen. Von diesen wurden zu Beginn des Sommers Zweige unter Wasser abgeschnitten und dann kürzere oder längere Zeit in Farbstofflösungen gestellt, bis der Holzkörper und etwa vorhandene Hartbast- und Sklerenchymelemente deutlich gefärbt waren. Es wurde dann unter Wasser einige Millimeter oberhalb der ersten Schnittfläche eine neue hergestellt und die Zweige als Stecklinge in Nährlösung oder damit befeuchteten Sand eingepflanzt. Die dazu verwandten Pflanzen, Pappel, Weide, Oleander, Fuchsia, Pelargonium und Epheu lieferten aber mit Methylenblau, Methylgrün, Methylviolett, Fuchsin, Eosin, Bismarckbraun, Hoffmannsviolett, Cyanin, Chrysoidin, Ponceau-Rot und einigen Naphtalinfarben, auch Campecheholzextract, Safranin, Trapäolin und anderen Färbemitteln bislang keine brauchbaren Resultate, indem einerseits die Pflanzen eingingen, andrerseits die Farbstoffe sich nicht als haltbar erwiesen. Diese Versuche mit Laubhölzern gedenke ich mit einigen Abänderungen aber wieder aufzunehmen.

Als ich im vorigen Winter dann auf der Zoologischen Station zu Neapel während einiger Monate Gelegenheit hatte, die Flora des Golfes zu studieren, und mir ein reiches Material von Siphoneen zur Verfügung stand, deren einzige und ziemlich dicke Zellwand leicht zugänglich ist, nahm ich die Färbeversuche wieder auf. Caulerpen (prolifera), Derbesien und Bryopsisarten wurden mit seewasserlöslichen mir zur Verfügung stehenden Farbstoffen (darunter Congo-Rot) gefärbt und in reinem Seewasser weiter cultivirt. Das Resultat war aber in allen Fällen das, dafs sich die lebendig gebliebenen Pflanzen rasch entfärbten, während Pflanzen, welche den Farbstoff behalten hatten (wie z. B. immer das Methylviolett) sich als abgestorben erwiesen.

Da die Membran gegenüber wasserlöslichen Farbstoffen an der lebenden Pflanze offenbar kein starkes Zurückhaltungsvermögen besitzt, so wurde die Fortsetzung dieser Versuchsreihe aufgegeben und der Versuch gemacht, die Membran mit einem unlöslichen Farbstoff zu imprägniren. Es ist das natürlich nur so möglich, dafs dieser Farbstoff aus löslichen Bestandteilen in der Membran selbst erst erzeugt wird. In der animalischen Physiologie wird zu ähnlichen Zwecken schon längere Zeit das Berliner Blau angewandt,[1]) welches man aus Lösungen von Ferrocyankalium und von Eisenoxydsalz bei saurer Reaktion des Substrates entwickelt. Auch bei Pflanzen ist es in neuerer Zeit neben einer grofsen Anzahl andrer, aus Lösungen erzeugter Niederschläge von Klebs[2]) angewandt worden, um in der Gallertscheide gewisser Süfswasser-Algen eingelagert und zum Studium der feineren Organisation jener Gallerte mitbenutzt zu werden. Die ersten Vorversuche, ob sich auch die Zellwände zur Einlagerung von Berliner Blau eignen würden, ergaben gleich positive Resultate, so dafs sofort zur exacteren Versuchsanstellung geschritten werden konnte.

Zunächst war die Methode noch genauer hinsichtlich ihrer Brauchbarkeit zu prüfen und waren vor allem folgende Fragen zu beantworten:

1. Hat die Färbung mit Berliner Blau keinen schädlichen Einfluſs auf das Leben der Pflanze und auf die normale Thätigkeit des Protoplasmas?
2. Trifft die Färbung die ganze Dicke der Membran und ist sie eine gleichmäfsige?
3. Bleibt die Färbung selbst längere Zeit zu den gewünschten Beobachtungen erhalten?
4. Verursacht die Färbung nicht die Veränderung wesentlicher Eigenschaften der Membran selbst?

Die Methode des Färbens.

Was zunächst die Methode des Färbens betrifft, so ist man bei der Darstellung des Berliner Blau auf das Ferrocyankalium und ein Eisenoxydsalz hingewiesen. Operirt man dagegen mit Turnbulls Blau, welcher Farbstoff zu den nachfolgenden Versuchen ebenfalls verwandt wurde, so ist wie bekannt Ferricyankalium und ein Eisenoxydulsalz zu verwenden. Zur Herstellung des Berliner Blaues diente Eisenchlorid in sehr verdünnter Lösung, zur Darstellung des letztgenannten Blaues milchsaures Eisenoxydul. Um bei der Färbung rationell vorzugehen, suchte ich zunächst Anhaltspunkte bezüglich der Wirkung der einzelnen Salz-

1) Cl. Bernard erzeugte dasselbe in tierischen Geweben durch getrennte Injektion der beiden zur Bildung nötigen Bestandteile. Leçons sur les propriétés physiologiques etc. II. 1859.

2) l. c.

lösungen auf die Pflanze zu gewinnen. Die Pflanzen des Meeres gewähren nun schon insofern einen besonderen Vortheil, als sie schon an einen hohen Gehalt des umgebenden Mediums an mineralischen Bestandteilen gewöhnt resp. darauf angewiesen sind. — Dem Seewasser, in welchem Caulerpen, Derbesien und Bryopsis gehalten wurden, wurde tropfenweise eine Lösung von Ferrocyankalium in Süfswasser zugesetzt, welcher dasselbe spez. Gewicht, wie dem Meereswasser gegeben worden war, so dafs damit keine eigentliche Verdünnung verknüpft war. Auch wurde durch diesen Zusatz der isotonische Wert des Seewassers für die Versuchspflanzen augenscheinlich nicht belangreich verändert. Letztere wurden bei allmähligem Zusatz der Blutlaugensalzlösung mikroskopisch beobachtet und ertrugen einen hohen Prozentgehalt derselben (bis 40%)[1]) einige Zeit sehr wohl. Anders wirkt die Lösung von Eisenchlorid ein, welche schon in geringer Concentration das Absterben der Pflanze nach kurzer Zeit bewirkt. Es entsprang aus dieser Beobachtung also die Forderung, die Berührung des lebenden Protoplasmas mit freiem Eisenchlorid möglichst zu vermeiden, d. h. immer mit einem Überschufs von dem wenig schädlichen Ferrocyankalium zu arbeiten, und dadurch den Zutritt freien Eisenchlorids unmöglich zu machen. Das Nebenprodukt der Umsetzung bei der Bildung des Berliner Blaus, welches ja auch noch in Betracht zu ziehen ist, besteht aus Chlorkalium, das sich bei der geringen Quantität seines Auftretens auch unschädlich erwies.

Zur Färbung wurden demgemäfs verwandt zwei Lösungen, deren erste aus 1 Teil Seewasser und 2 Teilen Süfswasser bestand, welchem letzteren Ferrocyankalium bis zum Salzgehalt des Meerwassers zugesetzt wurde. Die zweite Lösung bestand aus 2 Teilen Seewasser und 1 Teil Süfswasser, welchem letzteren einige Tropfen Eisenchlorid bis zu schwacher Gelbfärbung zugesetzt worden waren. Die Eisenchloridlösung zersetzt sich mit Seewasser nach kurzer Zeit und mufs deshalb vor jedesmaligem Gebrauch neu hergestellt werden. Zur Färbung mit Turnbulls Blau wurden entsprechende Lösungen von Ferrocyankalium und milchsaurem Eisenoxydul verwandt. Im Laufe der Untersuchungen wurde der Färbung mit Berliner Blau der Vorzug gegeben, da das Eisenchlorid in der Membran, wie es scheint, rascher vordringt.

Die zu färbenden Pflanzen, welche eine reine Oberfläche besitzen müssen, wurden aus dem Seewasser in die Ferrocyankaliumlösung gebracht (eine bis einige Sekunden), dann durch ein Gefäfs mit reinem Seewasser rasch durchgezogen, um die äufserlich anhaftende Blutlaugensalzlösung zu entfernen und dann einen Moment in die Eisenlösung eingetaucht (½ bis

1) Volumprozente Ferrocyankaliumlösung (also 60% Seewasser).

2 Sec.), um nach abermaligem Durchziehen durch Seewasser nochmals eine Sekunde in Ferrocyankaliumlösung gebracht und danach in reinem Seewasser weiter kultivirt zu werden. Das Versuchsobjekt zeigt nach einmaliger Anwendung dieses Verfahrens eine blafs blaue Färbung, die durch vorsichtige Wiederholung aber erheblich gesteigert werden kann. Es ist selbstverständlich, dafs man sich mit der geringsten eben schon brauchbaren Intensität begnügt.

Einflufs der Färbung auf die Lebensthätigkeit der Pflanze.

Um Aufschlufs über die Einwirkung des Färbeverfahrens und des eingelagerten Farbstoffes auf die Lebensthätigkeit der Pflanze zu erlangen, eine Einwirkung, welche vielleicht Anlafs zu pathologischen Vorgängen geben könnte, wurde eine strenge Kontrolle der Versuchspflanzen vor und nach der Färbung vorgenommen. Dieselbe bezog sich auf die Geschwindigkeit des Wachstums, auf die Protoplasmaströmungen und die Wuchsform. Eine Ausdehnung der Kontrolle auf die Assimilationsthätigkeit führte zu keinen sicheren Anhaltspunkten. Die Wachstumsgeschwindigkeit wurde so festgestellt, dafs die Pflanzen auf Glasplättchen festgehalten wurden, die mit einer Skala von halben Millimetern versehen waren.[1]) Diese Platten wurden dicht an den Scheiben des Aquariums aufgestellt, so dafs Skala und Pflanzenspitze mit der Lupe betrachtet werden konnten. Einige Tage vor der Färbung wurde mit vierstündlichen resp. sechstündlichen Aufzeichnungen begonnen, wobei die auf zehntel Millimeter abgeschätzten Zuwachse, ein deutliches Bild der Wachstumsintensität lieferten. Die genau bezeichneten Pflanzen wurden dann nach ihrer Färbung abermals vor der Skala beobachtet und nur diejenigen zu weiteren Beobachtungen verwandt, welche bei mehrtägiger Kontrolle annähernd oder ganz gleichmäfsig weiter wuchsen; alle anderen wurden durch neue Versuchsobjekte ersetzt.

Wurden die Glasplättchen mit der Pflanze in flache Schälchen mit Seewasser gelegt[2]) und unters Mikroskop gebracht, so konnte die Geschwindigkeit der Protoplasmaströmungen an bestimmten Orten mit Hilfe des Zeichenapparates festgestellt und vor und nach der Färbung verglichen werden, wobei natürlich auf möglichste Übereinstimmung der Temperatur

---

1) Diese Skalentäfelchen stellte ich durch Überziehen von Glasplatten mit einer dünnen Schicht sog. Negativlackes her, in welche mittels spitzer Nadel parallele Linien von genanntem Abstand eingeritzt wurden. Da der Lacküberzug in Seewasser milchweifs wird, so wird die eingeritzte Skala sehr scharf und deutlich sichtbar.

2) Es ist anzurathen, die Schalen dabei unter Seewasser zu tauchen, so dafs die Pflänzchen nicht lange mit der Luft in direkte Berührung kommen. Es scheint dies immer mit gewissen Störungen verknüpft zu sein, die sich besonders in Gestalt von Trennungslinien in der Membran bei weiterem Wachsen geltend machen können.

und sonstiger, die Protoplasmabewegung beeinflussender Nebenumstände gesehen wurde. Es zeigte sich, dafs die normal weiter wachsenden Pflänzchen eine im Mittel sich gleich gebliebene Geschwindigkeit der Protoplasmabewegung beibehalten hatten. Die Überwachung der Wuchsform richtete sich besonders darauf, zu sehen, ob die normalen Proportionen nach der Färbung beibehalten wurden, ob die neugebildeten Teile nicht dicker und nicht schmächtiger, nicht länger und nicht kürzer waren, als bei ungefärbten Objekten. Der Umstand, dafs die dem freien Meere enthobenen und im Aquarium unter veränderten Ernährungsverhältnissen kultivirten Pflanzen mehr oder minder grofse Abweichungen im Habitus von den frei gewachsenen aufweisen, macht natürlich die Vergleichung der gefärbten Objekte mit besonderen, unter den gleichen äufseren Verhältnissen kultivirten Kontrollexemplaren notwendig. Bei dem Vergleich mit diesen stellte es sich heraus, dafs durch vorsichtige Färbung keine wahrnehmbare Störung auf die Gestaltungsvorgänge der Pflanzen zu erkennen ist.

Wird die Membran ganz, und dabei gleichmäfsig gefärbt?

Die mikroskopische Untersuchung der, gleich nach vollendeter Färbung in Spiritus von 70 % eingesetzten Pflanzen zeigte, dafs die ganze Membran einschliefslich des inneren „Grenzhäutchens“ Farbstoff in sich eingelagert hatte. Die mit dicker Membran versehene *Caulerpa* (bei welcher in der Regel auch die längste der angewandten Färbezeit zugelassen wurde), war darin von den dünnwandigen Derbesia- und Bryopsis-Arten nicht zu unterscheiden, soweit die jüngeren noch nicht enorm verdickten Regionen der Membran in Betracht kamen. Der Farbstoff zeigte sich völlig homogen in der Membran vertheilt, auch mit starken Immersionssystemen waren keine Körnchen oder auch nur körnige Strukturen zu entdecken. Es mufs deshalb wohl eine lösliche oder vielmehr gelöste Modifikation des Farbstoffs hier vorliegen, ein Umstand, welcher für die gleichmäfsige Verteilung desselben in der Membran sehr vorteilhaft ist.[1]) Wir werden sogleich sehen, wie es kommt, dafs damit das Berliner Blau doch nicht die Nachteile verbindet, welche die löslichen Anilinfarbstoffe von der Experimentaluntersuchung ausgeschlossen hatten.

---

1) Das Berliner Blau tritt gewöhnlich in Gestalt eines flockigen Niederschlags auf. In der tierischen Histologie und Physiologie wird aber schon längere Zeit auch ein lösliches Berliner Blau angewandt, zu dessen Darstellung Brücke eine genaue Vorschrift gab. Herr Dr. P. Mayer in Neapel stellt es so dar, dafs er zur Fällung einen kleinen Überschufs von Ferrocyankalium benutzt und den so gewonnenen Niederschlag auf dem Filter mit destillirtem Wasser auswäscht. Nach einiger Zeit läuft durch das Filter die blaue Lösung, von der nicht bekannt ist, ob sie eine physikalische oder chemische Modifikation der niedergeschlagenen Verbindung ist.

Die Färbung zeigte zwei scharf geschiedene Nüancen; die nicht cuticularisirten Schichten waren hellblau, die Cuticularschichten dunkler blau gefärbt. Innerhalb dieser gesonderten Gebiete war aber die Färbung eine gleichmäfsige. Eine Ausnahme von dieser Regel liefs sich jedoch dann zuweilen beobachten, wenn zwei Schichten der Verdickungsmasse durch eine scharfe breite Trennungslinie von einander abgesetzt waren; dann war meist die innere etwas schwächer gefärbt als die äufsere, eine Thatsache, die für die Beurtheilung der Versuchsergebnisse natürlich wichtig ist.

Bleibt die Färbung der Membran erhalten?

Der Umstand, dafs das Berliner Blau in der Membran augenscheinlich in irgend einer löslichen Modifikation auftritt, mufste die Befürchtung erwecken, dafs es schliefslich wie jeder andre angewandte lösliche Farbstoff aus der Membran auswandern würde und zu den Wachstumsversuchen deshalb auch unbrauchbar sei. Der Verlauf des Experiments zeigte aber, dafs von dieser Seite nichts zu befürchten war, er wies jedoch auf eine andre Schwierigkeit hin, die sich erst nachträglich herausstellte. Hat man nämlich Bryopsis, Derbesien oder Caulerpen, auch andre Siphoneen, Florideen etc. schön blau gefärbt und setzt sie in reines Seewasser zurück, so findet man schon nach einer Stunde, dafs die Farbe viel blafser geworden ist und nach einigen Stunden oder gar einem Tage ist auch jede Spur der blauen Färbung verschwunden; die Pflanze hat ihr normal grünes Aussehen wieder erlangt. Anfangs führte ich dieses Verhalten auf eine thatsächliche Auslaugung der blauen Lösung zurück, aber schon die Beobachtung, dafs eine verhältnifsmäfsig kleine Wassermenge von sich entfärbenden Pflanzen nicht den Schein einer blauen Färbung annimmt — wie es bei Methylenblaufärbung z. B. der Fall ist — deutete auf eine andre Ursache des Verschwindens hin. Das Berliner Blau mufste sich zersetzt haben, es mufste in eine farblose oder fast farblose Verbindung umgewandelt worden sein. Bei Berliner Blau hat man dann immer zunächst an die Zerlegung zu denken, welche Alkalien unter Bildung von Eisenoxydhydrat oder Eisenoxydulhydrat und unter Rückbildung von Ferrocyankalium bewirken.[1]) Da nun lebendes Protoplasma allgemein alkalische Reaktion zeigt, so lag eine derartige Umwandlung des Farbstoffes zu einer kaum gefärbten Eisenverbindung am nächsten. Die Beobachtung, dafs Pflänzchen, welche beim Färben durch irgend eine Unvorsichtigkeit gelitten hatten, sich viel langsamer entfärbten, als solche, welche

1) Die theoretische Formel fordert Eisenoxydhydrat, in der Membran scheint aber, vielleicht unter dem Einflufs des Seewassers, das farblose Eisenoxydulhydrat zu entstehen. Erwärmt man blau gefärbte Membranen in Süfswasser mit Kalilauge, dann werden dieselben gelblich gefärbt durch das entstehende Oxydhydrat. Möglicher Weise kommt die Entfärbung auch durch anderweitige Einwirkung des Protoplasmas zu stand.

nicht gelitten hatten, war dieser Annahme günstig. Wenn nun an Stelle des Berliner Blaus das unlösliche Eisenoxydulhydrat in der Membran festgebannt war, so mufste es gelingen, dasselbe bei Beendigung des Wachstumsversuches wieder in Berliner Blau zurückzuführen und so an Ort und Stelle wieder sichtbar zu machen. Es mufste zu einem Salze gelöst, im Momente der Lösung aber auch an Ort und Stelle niedergeschlagen werden, um seine Diffusion als Lösung zu verhindern. Ich versuchte dies zu erreichen, indem ich die entfärbten Objekte (oder Schnitte davon) in eine, mit chemisch reiner, vor allem aber eisenfreier Salzsäure angesäuerte Ferrocyankaliumlösung einlegte, oder aber erst in Ferrocyankalium, dann in Salzsäure brachte. Der Erfolg ergab die Richtigkeit der Prämisse: Die ursprünglich gefärbt gewesenen Membranteile nahmen fast momentan ihre blaue Färbung wieder an. Nicht vorher gefärbte Membranen, welche der Kontrolle halber auch so behandelt wurden, blieben farblos.

Die zeitweise Entfärbung der Versuchsobjekte ist daher für die Brauchbarkeit der Methode kein wesentliches Hindernis, dieselbe bietet im Gegenteil ein willkommenes Merkmal, um Pflanzen, welche beim Färben irgendwie geschädigt worden waren, von denen zu sondern, welche intakt aus dem Färbeprozess hervorgegangen waren.

Bei Anwendung von Turnbull's Blau ist der Sachverhalt ähnlich. Zur Regenerirung des Farbstoffes verwendet man eine angesäuerte Lösung von Ferricyankalium.

Soweit erwies sich also, bei praktischer Ausschaltung aller zweifelhafter Versuchsobjekte, die Färbemethode brauchbar. Es stand aber noch einer der wichtigsten Punkte zur Entscheidung aus in der Frage:

Verursacht die Färbung keine wesentlichen Veränderungen in den Eigenschaften der Membran?

Mit der Einführung des Farbstoffes in die Membran wird in dieselbe ein fremder Bestandteil gebracht, den die Membran normaler Weise nicht enthält; es mufste deshalb festgestellt werden, inwieweit derselbe die normalen Eigenschaften beeinflufst. Es steht wohl jetzt allgemein fest, dafs die Membran der Pflanzenzelle nicht als etwas Lebendiges angesehen werden darf, wie das vor Zeiten einmal geschah, sondern dafs der Träger der Lebenserscheinungen lediglich das Protoplasma ist. Man kann daher nicht von lebendiger und toter Membran sprechen und deshalb auch nicht behaupten, die Membran sei durch die Färbung abgestorben, wie etwa ein Infusorium bei der Aufnahme von Methylviolett abstirbt. Die Membran ist als ein irgendwie gebildetes Ausscheidungsprodukt eine leblose Hülle. Aber auch in einer solchen

können äufsere Eingriffe, welche nicht gerade direkt zerstörend wirken, doch gewisse pathologische Veränderungen hervorrufen und zwar auf doppelte Art. Einmal ist es denkbar, dafs durch die Einführung des fremden Bestandteiles die Molekularstruktur in äufserlich kaum bemerkbarer, aber doch tiefgreifender Weise gestört wird; weiterhin vermag aber ein fremder Bestandteil auch die Wechselwirkungen, welche zwischen Membran und Protoplasma unzweifelhaft stattfinden[1]) zu verändern, beziehnngsweise zu hemmen. Beides ist nicht leicht zu konstatieren, sobald es sich um die feineren, unseren Wahrnehmungen schwer zugänglichen Vorgänge handelt. Nur die gröberen, allerdings auf jenen feinsten Strukturverhältnifsen mit beruhenden Veränderungen lassen sich ohne weiteres beobachten. Der ganzen Frage, inwieweit die Membran pathologisch verändert ist, läfst sich daher nur so beikommen, dafs man ihre physikalischen Eigenschaften — Dehnbarkeit, Elastizität, Quellbarkeit, Verhalten gegen Farbstoffe, polarisirtes Licht und Lösungsmittel mit den betreffenden Eigenschaften normaler Membranen vergleicht, andrerseits aber das Verhalten der Membran zu der Lebensthätigkeit des Protoplasmas (und umgekehrt) wohl als sicherstes Auskunftsmittel in Betracht zieht.

Die Erfahrung von Klebs,[2]) dafs Einlagerung von Berliner Blau in die Gallertschicht von Süfswasseralgen die Desorganisation der Gallerte nach sich zieht, legte den Gedanken nahe, dafs die Färbung auch auf die Membran nachteilig einwirken würde. Da nun Gleichgewichtsstörungen in der Molekularstruktur meist mit einer Volumveränderung quellbarer Körper zusammengehen, so wurden zunächst Messungen nach dieser Richtung vorgenommen und zwar an verschiedenen Bryopsis- und Derbesia-Arten.

Die Durchsichtigkeit derselben gestattet, die Dicke der Zellmembran an der lebenden Pflanze genau festzustellen und mittels Zeichenapparates an einer bestimmten Stelle zu messen. (Eine Bestimmung der wahren Dicke ist nicht nötig, da es nur auf relative Gröfsen ankommt). Die betreffende Stelle der ausgewachsenen Zellmembran wurde 3 Tage vor dem Färben, dann unmittelbar vor dem Färben, unmittelbar nach dem Färben und 8 Tage nach demselben auf diese Art gemessen. Es zeigte sich unter 27 darauf hin geprüften Membranen nur bei dreien eine geringe Volumvergröfserung nach dem Färben. Bei allen anderen hatte die Einführung des Eisens keine Volumänderung im Gefolge.

Die Vergleichung der Dehnbarkeit und Elastizität wurde durch die Beobachtung der Ausdehnung und Zusammenziehung bewerkstelligt, welche Derbesia- und Bryopsis-Membranen

1) Ein Einflufs des Protoplasmas auf die Membran geht aus dem schnellen Zerfall isolirter Membranen hervor, der umgekehrte wird hauptsächlich von der Durchläfsigkeit der Membran abhängen.

2) l. c.

in gefärbtem und ungefärbtem Zustande zeigten. Die zu untersuchenden Stücke wurden an zwei Punkten festgeklemmt und mittels angehängter Gewichtchen gedehnt. Je zwei gleiche Pflanzenteile von derselben ungefähren Membranstärke wurden nebeneinander vor Glasplatten mit Skala aufgehängt und die Strecke von 1 oder 1½ Centimetern der Dehnung unterworfen. Bei Pflänzchen mit ungleicher Membrandicke wurde diese mit in Berechnung gezogen. Es zeigte sich bei einer grossen Reihe von Versuchen im Mittel kein Unterschied in der Dehnbarkeit und Elasticität zwischen nicht zu stark gefärbten und ungefärbten Membranen. (Es möge hier nebenbei bemerkt werden, dafs die Dehnbarkeit der Siphoneenmembran eine sehr hohe ist.) Die vergleichenden Messungen wurden vorgenommen sofort nach der Färbung und später, als das Berliner Blau schon in die farblose Eisenverbindung verwandelt war, aber ohne dafs sich ein Unterschied zeigte. — Die Dehnbarkeit der Cellulose ist aber in Bezug auf ihr Wachstum (man denke an die Abhängigkeit defselben vom Turgor) eine der wichtigsten Eigenschaften. Die Intussusceptionstheorie hat seit den Sachs' und de Vries'schen bekannten Ausführungen in hervorragender Weise damit gerechnet und auch die Appositionstheorie zieht dieselbe beim Flächenwachstum sehr ins Spiel. Der verschwindende Einflufs der Eiseneinlagerung auf diese Eigenschaft ist demnach entschieden bemerkenswert für die Beurteilung der Versuchsresultate.

Die Vergleichung der Färbung, welche die Membranen in Farbstofflösungen annahmen, geschah in folgender einfachen Weise: Es wurden je drei Sprosse einer Spezies zugleich unter dem Mikroskop beobachtet. Dieselben wurden möglichst gleich alt und gleich stark gewählt; der eine wurde von ungefärbtem Material entnommen, der zweite von eben gefärbtem, der dritte von bereits entfärbtem. Die Farbstofflösung flofs allmählich zu, so dafs neben der Intensität auch die Geschwindigkeit der Färbung zur Beobachtung gelangte. Zwischen den Sprossen 1 und 3 waren bei Anwendung aller mir zu Gebot stehenden Farbstoffe keine Unterschiede weder in der Geschwindigkeit noch in der Intensität der Färbung zu erkennen. Die blau gefärbten ergaben Mischfarben von Blau mit dem zugesetzten Farbstoff, bei Fuchsinfärbung z. B. also Violett. Auf Zusatz von Kali zu solchen violetten Schläuchen wurde das Blau zerstört und es trat dieselbe Rotfärbung hervor wie in den anderen Sprossen. Bei Anwendung saurer Tinktionsmittel wie Essigsäure-Methylgrün wurden die Farbentöne in der eisenhaltigen Membran andre, mit einem Stich in's Blaue, der sich aber aus der teilweisen Regenerirung des Blaues leicht erklärt.

Auch die Quellungserscheinungen, wie solche mit Kalilauge, Schwefelsäure oder Chlorzinkjod eingeleitet wurden, boten keine durchgängigen Unterschiede zwischen nicht impräg-

nirten und imprägnirten Membranen dar. Im polarisirten Licht verhalten sich schwach gefärbte und ungefärbte Membranen auch ganz gleich.

Der gröfste Wert bei der Beurteilung der hier behandelten Frage wurde auf das Verhalten der gefärbten resp. der entfärbten Membranen (die im Folgenden aber immer kurz als „gefärbte“ angeführt seien) im Leben gelegt. — Verhält sich die gefärbte Membran dem Protoplasma gegenüber wie eine normale ungefärbte; sind beide gegenüber dem lebenden Zelleninhalte gleichwertig oder nicht? Auch diese Frage mufste dahin beantwortet werden, dafs sich beide in ihrem diesbezüglichen Verhalten und Schicksal, soweit es zu beobachten ist, nicht unterscheiden. Ich schliefse das zunächst daraus, dafs das Protoplasma in den ausgewachsenen Teilen der Pflanze, wo es nur mit gefärbter alter Membran in Berührung ist, vollkommen lebenskräftig bleibt und dafs es dort nicht etwa eine neue Membran um sich bildet, wozu es doch fähig ist. Eine derartige Neubildung tritt nämlich in der That dann ein, wenn das Protoplasma von der Zellwand losgetrennt wird oder wenn sich Fremdkörper wie abgestorbene Protoplasmaschichten auf die Membran legen. Das Protoplasma bleibt aber der gefärbten Membran dicht anliegend in normalem Zustande. Der Austausch des Stoffwechsels mufs durch die Membran demnach ungehindert vor sich gehen und dieselbe wird nicht wie ein reizausübender Fremdkörper behandelt.

Andrerseits ist in der Einwirkung des Protoplasmas auf die Beschaffenheit der Membran keine Veränderung zu bemerken. Eine nicht unter dem Einflufs, unter dem „Schutze“ lebenden Protoplasmas stehende Zellhaut ist, wie bereits erwähnt, sehr bald der Zerstörung und der Verwesung preisgegeben; sie wird mürbe, zerfällt in Bruchstücke und verwest schliefslich. Die vorsichtig gefärbten Membranen wurden aber in allen beobachteten Fällen wie die normalen vom Protoplasma erhalten. Unter ihnen bildeten sich hin und da adventive Vegetationspunkte, welche ganz normal aussehende Seitensprosse erzeugten.

Auch diejenigen Prozesse, welche die ursprünglich aus reiner Cellulose bestehende Zellhülle später in Holz, Cuticula oder andre Substanzen umwandeln, gingen bei der gefärbten Membran vor sich, soviel sich aus den Reaktionen entnehmen läfst. — Es ist eine allgemeine Erscheinung, dafs die Zellhaut auf der an die Aufsenwelt grenzenden Seite eine chemisch-physikalische Veränderung erfährt, die unter dem Namen Cuticularisirung zusammengefafst wird. An den Stellen, wo die junge Membran noch eine dünne Lamelle bildet, ist diese Cuticula gewöhnlich auch viel dünner als später, wenn die Dicke der Zellhaut erheblich zugenommen hat. Es ist das besonders leicht an Längsschnitten durch die Rhizomspitzen von *Caulerpa* zu sehen. Die der Cuticula zunächst liegenden Membran-

schichten müssen also nach und nach auch cuticularisirt werden. Darin liegt aber eine, an das Leben der Pflanze geknüpfte Veränderung von Membranschichten vor, von der leicht festzustellen ist, ob sie an der gefärbten Membran auch stattfindet. Es wurden Längsschnitte von einer *Caulerpa*, die vor einiger Zeit gefärbt worden war, zu diesem Behufe angefertigt, die blaue Färbung wieder hergestellt und die Cuticularschicht mit Schwefelsäure isolirt. Die Cuticula hatte an diesen Schnitten die mittlere normale Dicke erreicht, es war zu sehen, dafs nicht die Cuticula selbst durch Intussusception stärker geworden war, sondern dafs heller gefärbte Membranschichten darunter ebenfalls in Cuticula umgewandelt worden waren. Die gefärbte Membran macht also augenscheinlich die gleiche Wandlung durch wie die ungefärbte, sei es nun, dafs diese Wandlung durch chemische Umsetzung oder durch blose Imprägnirung mit einem, aus dem Protoplasma dort eingewanderten Stoff sich vollzieht.

Die hier kurz mitgeteilten Voruntersuchungen zeigen, dafs die vorsichtig und nicht zu stark gefärbten Membranen in ihrem wesentlichen Verhalten nicht von den ungefärbten normalen Membranen abweichen, dafs man es also wagen kann, die genannte Färbemethode zur Untersuchung des Wachstums der Membranen zu benutzen, ohne befürchten zu müssen, künstlich erzeugte Ergebnisse an Stelle der normal sich abspielenden Vorgänge zu erhalten. Aber trotzdem mufs bei der Beurteilung der Versuchsresultate immer berücksichtigt werden, dafs in die Versuchsobjekte ein fremdes Element eingeführt worden ist. Findet das Wachstum der Zellhaut bei den genannten Algen in der That ausschliefslich durch Apposition statt, woran ich nach meinen Erfahrungen nicht im geringsten zweifle, dann sinkt überhaupt der störende Faktor, welcher durch den experimentellen Eingriff verursacht worden ist, auf Null herab. Aber auch in Anbetracht eines eventuellen Intussusceptionsvorganges ist dem Umstande, dafs nach der Färbung in der Membran ein mineralischer Bestandteil lagert, kein allzugrofses Gewicht beizulegen. Fast alle Membranen ohne Ausnahme enthalten anorganische Bestandteile in gröfserer oder geringerer Menge und es ist dabei gewifs nicht anzunehmen, dafs dieselben auf das normale Wachstum einen störenden Einflufs ausüben. Nur von den jüngsten Membranen im Ur- und Folgemeristem erhielt man bislang keine Aschenskelette, während die im stärksten Wachsen begriffenen Zellhäute von mineralischen Bestandteilen immer schon imprägnirt sind. Will man aber trotzdem noch den Einwurf erheben, ein Intussusceptionswachstum sei durch die Eiseneinlagerung künstlich unmöglich gemacht worden, so genüge dem gegenüber der vorläufige kurze Hinweis, dafs durch genaue Messungen[1]) an normal

1) Dieselben werden weiter unten ausführlicher mitgeteilt werden.

wachsenden und ungefärbten Derbesia- und Bryopsis-Membranen sich feststellen läfst, dafs die ganze Verdickung nur durch Auflagerung geschieht, dafs Intussusceptionswachstum in der That dabei unbeteiligt ist. Die durch Färbung erhaltenen genetischen Bilder stimmen aufserdem so gut mit allem, was man an der gesunden ungefärbten Pflanze beobachten kann, überein, dafs man jede Andeutung eines pathologischen Vorganges umsonst sucht.

Auf dem Gebiete der Experimental-Physiologie ist ja eine ganze Reihe von Erfahrungen nur durch mehr oder minder gewaltsame Eingriffe zu erlangen. Diese Erfahrungen dürfen demgemäfs nur mit gewissen Vorbehalten auf die normalen Lebensvorgänge übertragen werden. Man wird solche Eingriffe aber trotzdem vornehmen, wenn man davon die Annäherung an eine sachgemäfse Auffassung erwarten kann, wie ich es nach den mitgeteilten Vorversuchen von der Färbungsmethode überzeugt bin.

Versuchsergebnisse.

Die in Folgendem mitgeteilten Ergebnisse beziehen sich, wo nichts anderes bemerkt ist, ausnahmslos auf Pflanzen, welche durch das Färben keinen nachweisbaren Schaden erlitten hatten. Neben den Erscheinungen an gefärbten Objekten werden auch noch solche an normal gewachsenen und lokal geätzten Pflanzen mitgeteilt werden, um das Gemeinsame der Vorgänge, wie sich dafselbe im Appositionswachstum ausspricht, darzuthun.

Die Rhizomspitzen gesunder und kräftig wachsender Exemplare der *Caulerpa prolifera Lam.* waren im Dezember etwa zwei Centimeter weit gefärbt worden. Bei vier dieser Pflanzen zeigte das Wachstum darauf hin nicht die geringste Störung, bei dreien war es etwas, aber nur wenig verlangsamt. Die blaue Färbung war bei allen schon nach 3—6 Stunden nicht mehr zu erkennen, ein Zeichen, dafs das Protoplasma nicht oder kaum gelitten hatte. Nachdem die Pflanzen in verschiedenen, mit Seesand beschickten Behältern, deren Wasser durch kleine Zuflüsse in kaum nennenswerter Bewegung erhalten wurde, während 37 Tagen weiter gewachsen waren, wurden sie herausgenommen und in 70% Alkohol zunächst vom Chlorophyll entfärbt. Dann wurde das Berliner Blau in saurer Ferrocyankaliumlösung wieder hergestellt, was fast momentan geschehen war.

Die Pflanzen hatten nach den täglichen Aufzeichnungen während ihrer Kultur ihre Rhizome in verschiedener Weise, alle aber ziemlich erheblich verlängert, dabei neue Blattsprosse auf der Oberseite, junge Wurzeln auf der Unterseite erzeugt. Alle diese Zuwachse zeichneten sich nun auf das Ueberraschendste durch ihre Farbe gegenüber den älteren Membranteilen aus, sie waren alle weifs, während die ursprünglich vorhandenen Verzweigungen soweit sie nicht weiter gewachsen waren wie das

Rhizom eine blaue Färbung besafsen. An der Rhizomaxe wurde an zwei Exemplaren die blaue Farbe nach der Spitze zu schwächer, dann setzte sie mit scharfer, aber sonst nicht weiter ausgezeichneter Grenze gegen die weifse Membran der Spitze ab (Fig. 2). An den anderen vier Versuchspflanzen waren ebenfalls alle Neubildungen weifs hervorgetreten, nur war der Übergang nach der Rhizomspitze hin durch Risse charakterisirt, welche einzelne Schollen von blauer Farbe begrenzten, die ziemlich regellos angeordnet, auf der helleren Unterlage hafteten. (Fig. 1 u. 1a). Die ursprüngliche vorhandene gefärbte Membran war da also in Stücke gesprengt worden und diese durch die Flächenvergrörserung der darunter liegenden neuen Membran auseinander gerückt worden; dies um so weiter, je näher sie dem Vegetationspunkte waren. Besonders lehrreich waren die adventiv entstandenen Blatt- und Wurzelauswüchse, indem dieselben vollkommen farblos aus dem intensiv blau gefärbten Rhizom hervorbrachen. Die Membran war von denselben gesprengt, und zwar von dem jungen Sprofs wie von einer stumpfen Nadel durchbohrt worden. Die ausgezackten Wundränder waren der jugendlichen Aussprossung dicht angelegt. Nach diesen Ergebnissen war an ein Spitzenwachstum durch Intussusception, besonders bei Bildung der neuen Sprosse gar nicht zu denken. Die alte Membran war bei der Anlage derselben nicht aktiv gewachsen, sondern war gesprengt worden, die Membran des jungen Sprosses aber wurde aus ganz neuem Material aufgebaut. Diese Erscheinung war so frappant, dafs ich zunächst doch eine Veränderung in den Eigenschaften der Membran seitens des eingelagerten Farbstoffes vermutete, und defshalb normal im freien Meer gewachsene Pflanzen (denen man bei oberflächlicher Betrachtung kein „Eruptionswachstum“ anmerkt) genauer daraufhin betrachtete. Da war denn zu sehen, dafs auch hier die, eine Strecke weit vom Vegetationspunkt auftretenden Auszweigungen, wie sie bei *Caulerpa prolifera* ziemlich häufig beobachtet werden, alle die alte Membran in der gleichen Weise durchbrechen, wie es so deutlich bei den gefärbten Exemplaren zu sehen ist. Besonders läfst sich dies schon mit einer guten Lupe an solchen Pflanzen sehen, deren Membran mit einer Decke kleiner Florideen-Krusten bedeckt ist. Der junge Sprofs kommt dann mit glatter reiner Haut aus der aufgerissenen roten alten hervor. Das geschilderte Durchbrechen der Membran konnte ganz regelmäfsig an den dem freien Meere direkt entnommenen Pflanzen festgestellt werden, es liegt also darin bei den gefärbten Pflanzen keine Ausnahme vor.

Auch das Spitzenwachstum der Rhizome [1]) und der weiter gewachsenen Wurzeln und Blattstiele ist mit einer ähnlichen Durchbrechung der Membran am Vegetationspunkt seitens der

1) Vergleiche was später über Derbesia gesagt wird.

fortwachsenden Spitze selbst verbunden. Das Spitzenwachstum stellt sich also als ein kontinuirliches Hervorbrechen aus einer bestimmten Stelle der jungen Membran mit Sprengung derselben durch die jüngsten Schichten dar.[1]) Der Prozefs ist ganz analog dem Ausbrechen junger Adventivsprosse an irgend einer Stelle der alten Membran, nur dafs dieser Vorgang beim Spitzenwachstum kontinuirlich stattfindet und bei der jungen geschmeidigen Membran leichter und in andrer Form von statten geht, so dafs er nicht die groben Merkmale des gewaltsamen Aktes hinterläfst.[2])

Ginge das Spitzenwachstum durch annähernd gleichmäfsig verteilte Intussusception, durch ein selbständiges Wachstum der Membran vor sich, so würden sich natürlich total andre Entwicklungsbilder dargeboten haben. Zwischen weifser und blauer Membran hätten allmählige Übergänge auftreten müssen, in Wirklichkeit war aber die Grenze zwischen gefärbter und ungefärbter Substanz haarscharf gezogen. Der Farbenton wurde nach der Spitze hin blasser, weil dort die Membran am meisten gedehnt und mit ungefärbter Materie unterlagert worden war, wie sich auf Querschnitten zeigte. An den Rhizomen mit schollenartig gesprengten Schichten war noch zu bemerken, dafs die ursprünglich als uncuticularisirte Membran gefärbten und defshalb schwächer blau gewordenen Schichten stellenweise weiter gedehnt worden waren, als die Cuticularschicht, dafs sie aber nach ihrem Übergehen auf die Peripherie des Rhizoms wie die echte Cuticula von Schwefelsäure nicht mehr aufgelöst wurden.

Zur mikroskopischen Untersuchung der Membranen wurden die Versuchspflanzen in Paraffin eingebettet. Es geschah dies in der Weise, dafs dieselben zunächst in 70% Alkohol kamen, der allmählich durch höher prozentigen, zuletzt durch absoluten ersetzt wurde. Nach längerem Verweilen in diesem letzteren wurden die Rhizomspitzen in einen Glascylinder gebracht, der etwa zur Hälfte mit Chloroform gefüllt war, auf welches nachträglich eine Schicht absoluten Alkohols vorsichtig aufgegossen war, so dafs sich beide Flüssigkeiten nicht vermischten, sondern durch eine scharfe Grenze von einander getrennt waren. In dem Alkohol sinken die Pflanzenteile rasch bis zur Oberfläche des Chloroforms herab und sinken in diesem

---

1) Vergleiche was weiter unten über Derbesia gesagt wird.

2) Der Vorgang des Spitzenwachstums erinnert sehr lebhaft, wie man sieht, an das Wachstum der künstlichen Zellen von Ferrocyankupfer. Dafselbe findet sich sehr anschaulich beschrieben in Sachs' Lehrbuch der Botanik 1874, pag. 645 und wurde von Sachs unter dem bezeichnenden Ausdruck „Wachstum durch Eruption" geschildert. Auch das Spitzenwachstum der angeführten Algen kann zweckmäfsig als ein „Eruptionswachstum" bezeichnet werden.

dann ganz allmählich in dem Grade ein, als der Alkohol vom Chloroform darin verdrängt wird. Die Siphoneen sinken verhältnismäfsig rasch unter, weil sie durch Zellwände nicht gekammert sind, und den Austausch der beiden Flüssigkeiten leicht gestatten. Andere, zellige Pflanzen brauchen Tage zu diesem Wechsel, der sich bei den Siphoneen in 12—24 Stunden vollzogen hat. Sind die Objekte auf dem Boden des Glascylinders angekommen, von Chloroform ganz durchdrungen und aufgehellt, dann hebt man den Alkohol oben ab und setzt noch reines Chloroform zu, in dem man nach und nach mehr und mehr Paraffin auflöst. Dem Chloroform gibt man dann Gelegenheit langsam zu verdunsten, bis die Masse bei Zimmertemperatur ziemlich erstarrt ist. Dann erwärmt man langsam über dem Wasserbad, bis alles Chloroform verdampft ist und die Pflanzenteile in reinem geschmolzenem Paraffin liegen, von dem sie dann vollständig durchdrungen sind, ohne eine Schrumpfung zu zeigen. Um die Objekte zum Schneiden in der richtigen Lage in passende Paraffinstücke zu bringen, gieſst man zunächst kleine Paraffinblöcke, wie sie sich zum Einklemmen in das Mikrotom am besten eignen. In diesen kann man dann die Objekte in jeder gewünschten Lage fixiren, wenn man mit einem erhitzten starken Drahte die Paraffinmasse in der Richtung, die man dem Objekt darin zu geben wünscht, verflüssigt und letzteres dann einschiebt. (Beim Eintragen der Objekte in Kästchen mit geschmolzenem Paraffin hat man es nie so sicher in der Hand, denselben eine bestimmte Richtung zum erstarrten Block zu geben.) Mittels eines Jung'schen Mikrotoms wurden dann Serienschnitte von $^1/_{75}$ mm Dicke angefertigt und in richtiger Reihenfolge auf Objektträgern fixirt. Das Fixiren geschah mittelst Eiweifs, in der Weise, wie es P. Mayer[1]) in Neapel empfohlen hat. Nach Erwärmen der Objektträger auf 60—70°, wobei das Eiweifs coagulirt, (und in wässerigen Flüssigkeiten etc. unlöslich wird) das Paraffin aber abschmilzt, werden die anhängenden Reste des letzteren in Terpentinöl aufgelöst, das Terpentin durch absoluten Alkohol verdrängt, dieser durch 90%, dann 70% Alkohol ersetzt und die Objektträger mit den fixirten Serien dann in destillirtes Wasser gebracht: Die 60 bis 100 Schnitte können dann wie ein einziger behandelt, eventuell gefärbt und eingeschlossen werden. Die Berliner-Blau-Färbung der Schnitte, welche sehr empfindlich ist und bei der langen Procedur meist leidet, wurde regelmäfsig in angesäuerter Blutlaugensalz-Lösung noch einmal aufgefrischt.

Die Querschnitte und Längsschnitte der in ihrem Äufseren schon beschriebenen Caulerpa-Rhizome boten sehr instruktive Bilder dar, da die Membran stark an Dicke zugenommen

1) Mitteilungen der Zoolog. Station in Neapel. Bd. IV. pag. 521. (50 ccm Eiweifs, 50 ccm Glycerin, 1 gr. salycilsaures Natron in dünner Schicht auf den Objectträger aufgestrichen).

hatte, und zwar durch Auflagerung neuer farbloser Membranschichten auf der Innenseite der gefärbten (Fig. 3). Die Grenze zwischen beiden war auch hier haarscharf gezogen, die gefärbten Schichten waren gleichmäfsig blau, die ungefärbten gleichmäfsig farblos. Beide stiefsen eng an einander, ohne durch eine Linie von anderem Lichtbrechungsvermögen getrennt zu sein; sie waren vollständig „verschweifst", wie man die innige Adhäsion am passendsten bezeichnen könnte. Es ist deshalb von Bedeutung, dafs die Schichten scharf von einander geschieden sind, ohne jedoch eine breite Contour zwischen sich zu zeigen, weil das eben einen innigen Anschlufs alter und neuer Membranschichten beweist. Bei der Membranverdickung, die unter Störung des normalen Verlaufes vor sich geht, auch bei einer längeren Unterbrechung des Dickenwachstums fand ich nämlich deutliche dunkle Trennungslinien zwischen den Bildungen älteren und jüngeren Datums ganz gewöhnlich vor.

Die Sachlage weist hier so entschieden auf ein Wachstum durch Apposition hin, dafs unter Hinweis auf die Ausführungen auf Seite 109 und die Figg. 3, 4, 5, 6 u. 9 jede weitere Erörterung überflüfsig erscheint.

Besonders deutlich war der Schichtenverlauf an den Ansatzstellen der „Fasern" zu sehen. Nägeli hatte bekanntlich in seinem Aufsatze über *Caulerpa prolifera*[1]) die Art und Weise des Faseransatzes an die äufsere Membran so dargestellt, dafs dieselben in gleichmäfsiger Dicke die Schichten der Membran durchsetzen sollten. Er sagt darüber: — „und eine genaue Untersuchung lehrt, dafs sie mit fast gleicher Dicke die gallertartigen Verdickungsschichten durchsetzen, bis an die innere Fläche der Extracellularsubstanz[2]), also bis zur primären Zellmembran. Die Verdickungsschichten lehnen sich ringsum so an die Faser an, dafs sie sich nach innen biegen. Die Biegungsstellen liegen entweder unmittelbar an der Faser, oder etwas von derselben entfernt. — Die primäre Zellmembran ist an der Stelle, wo die Faser ihr angeheftet ist, ebenfalls nach einwärts gebogen. Dieses Verhalten der Membran ist der Grund, warum alle folgenden Verdickungsschichten die gleiche Lage annehmen". Anschliefsend an die schon mitgeteilte Beobachtung Nägeli's über die lamellenartige Struktur der Fasern giebt dieser Autor dazu folgende Interpretation: „Wenn die Fasern wirklich von aufsen schichtweise sich verdicken, so müssen sie ihre Entwickelung schon zu einer Zeit vollenden, da die Verholzungsschichten der Membran noch sehr dünn sind. — Wenn sie sich gleichzeitig mit den Verdickungsschichten ausbildeten, so müfsten sie von deren inneren Fläche bis an ihr

1) Zeitschrift für wiss. Botanik 1844. pag. 137 u. 146.

2) vergl. oben pag 103.

äufseres Ende sich allmählig zuspitzen; weil je die späteren Schichten der Fasern die schon vorhandenen Schichten der Wand zur Grenze hätten, und also nicht mehr bis zur primären Membran reichen könnten.“ Diese hier ausführlich wiedergegebene Beobachtung wurde später als eines der gewichtigsten Argumente für das Intussusceptionswachstum der Zellmembranen herangezogen. Dippel wies dann aber darauf hin, dafs die Verdickungsschichten auf die Fasern übergehen und sich auf ihnen auskeilen und auch Strasburger gab später Abbildungen, die sich denen Dippel's vollständig anschliefsen, und von deren Richtigkeit man sich jederzeit leicht überzeugen kann. Nur darf man bei der Untersuchung keine starken Quellungsmittel anwenden, denn sonst erhält man eben die Bilder, wie sie Nägeli beschrieben hat. Unsere Fig. 4a zeigt ein mit Chlorzinkjod und verdünnter Schwefelsäure behandeltes Stück Caulerpamembran, an dem durch die Quellung die ursprünglichen Verhältnisse sehr verwischt und unkenntlich geworden sind. Diese Figur erklärt auch die Nägeli'schen Angaben, die nach den Abbildungen wie nach den Beschreibungen („gallertige Verdickungsschichten“) jedenfalls aus stark gequollenen Präparaten gewonnen wurden.

Bei den gefärbten Objekten tritt es ganz besonders klar zu Tage, wie die neuen Schichten auf den am Grunde blau gefärbten Fasern sich aufsetzen und allmählich dünner werden. (Fig. 3, 4, 6.) Während auf den Querschnitten die Verdickungsschichten in fast gleichmäfsiger Mächtigkeit die gefärbte ältere Membran überdecken, ist auf den Längsschnitten ein allmähliches Dünnerwerden der blauen Schichten nach der Spitze zu bemerkbar. Sie keilen sich langsam nach aufen aus und werden entsprechend durch farblose Membran innen verstärkt. Diese blau gefärbten äufsersten Schichten bildeten aber während des Färbens die ganze Membran der Rhizomspitze. Dieselbe wurde demnach gesprengt, vorne, wo sie zusammenschlofs, auseinandergedrängt, bis auf den Umfang des normalen Rhizoms gedehnt, und nachdem die Spitze weiter fortgewachsen war, durch Anlagerung neuer Schichten von innen verdickt. Die Figur 6 wird dies in einfacher Weise zeigen.

Auch der Durchbruch adventiver Sprossungen wurde an Querschnitten noch einmal genauer studirt, und zwar sowohl an gefärbten, wie an ungefärbten Caulerpen. In beiden Fällen stellte er sich aber als gleich heraus. Die alte Membran wird an dem Punkte, wo eine Sprossung (sei es Blatt oder Wurzel) auftreten wird, durchbrochen, ohne vorher viel gedehnt worden zu sein. Das unter der Durchbruchstelle angesammelte weifsgelbliche Protoplasma bildet dann eine dünne Membrankappe über sich, welche sich seitlich an die Innenseite der alten Membran eine Strecke weit im Umkreis anlegt. Die junge Sprossung treibt bei ihrer Erstarkung dann die Wunde in der alten Membran immer weiter auf, stülpt die

zackigen Wundränder nach aufsen, wächst an der Spitze wie ein normales Rhizomende weiter und verdickt die junge Membrankappe fortwährend durch Anlagerung neuer kappenförmiger Schichten. Kommt die Sprossung an einer Stelle zum Durchbruch, wo die Membran des Mutterorganes selbst noch an Dicke zunimmt, so werden neue zusammenhängende Verdickungsschichten auf die alte Membran und die des jungen Sprosses zugleich aufgelagert. Die Bildung der Sprossungen aus Blatt und Rhizom, über deren erste Anlage meine Untersuchungen noch nicht ganz abgeschlossen sind, geht wohl am besten aus den beigegebenen Figuren (Fig. 7 und 8) hervor.

Bei Caulerpen, welche im Zimmer kultivirt wurden, kam es öfter vor, dafs beim Durchbruch der alten Membran die junge Zellhautkappe nicht früh genug oder nicht stark genug gebildet wurde. Es wurde dann aus der geöffneten alten Membran durch die bedeutenden Turgorkräfte ein dicker Tropfen Protoplasma ausgepreſst, der aber bald erstarrte und selbst den ersten Wundverschluſs bildete. (Fig. 1, p.) Besonders häufig zeigten sich solche Protoplasmaausflüsse, die also mit der Bildung von Sprossen zusammenhängen — natürlich aber auch bei gewaltsamen Verletzungen entstehen — bei Caulerpen, die bei schlechter Beleuchtung kultivirt wurden. Die in der Wunde gebildeten festen Pfropfe, die hauptsächlich von einer in der *Caulerpa* vorkommenden gelblichen und zähen Eiweifssubstanz gebildet werden, setzen sich eine Strecke weit in's Innere der Pflanze fort, sind dort mit den Zellstofffasern verklebt und bieten so einen festen Verschluſs. Die an das lebende Protoplasma stofsende Grenze wird sehr bald von einer Zellhautschicht überlagert. An älteren Rhizomteilen sind es lokalisirte Neubildungen, welche die Umhüllung der Pfropfe besorgen, an jüngeren Rhizomteilen aber sind es die im ganzen Umfange des Rhizoms gebildeten Verdickungsschichten, welche über den Pfropf hinweglaufen und denselben so aus dem lebenden Organismus ausschalten.

Die gleiche Erscheinung, dafs dieselben Schichten, welche einerseits als Verdickung der Membran dicht angelagert und mit ihr verschweifst werden, andrerseits desorganisirte Massen in gleicher Mächtigkeit überziehen, wo sie doch nur durch Anlagerung entstanden sein können, ist künstlich durch Ätzungen zu erreichen. Wenn man ein Caulerpa-Rhizom oberflächlich mit Filterpapier abtrocknet und auf einen Punkt der noch immer feuchten Membran die Spitze einer Krystallnadel von übermangansaurem Kali aufsetzt, so entsteht dort ein kleiner brauner Fleck, der von coagulirtem und gebräuntem Protoplasma herrührt. Man verfährt bei der Ätzung am besten so, dafs man einigemal nach einander den Krystall auf dieselbe Stelle aufsetzt und zwischendurch mit Seewasser abspült, dem eine Spur Essigsäure zugesetzt ist. Es mufs nämlich einerseits das längere Trockensein verhütet werden, andrerseits durch

die schwache Säure, das, bei der Zersetzung des übermangansauren Kalis entstehende Kalihydroxyd neutralisirt werden. Die lokalisirten Ätzungen üben auf das Gesamtbefinden der Pflanzen augenscheinlich gar keinen nachteiligen Einfluſs aus und sind deshalb speziell bei *Caulerpa* als Markirungsmittel zu empfehlen. An jungen Rhizomteilen werden diese Ätzpfropfe im Innern des Rhizoms, die scharf von dem lebendigen Protoplasma getrennt sind, auch von denselben Schichten überdeckt und umhüllt, welche auf der gesunden Membran aufgelagert, deren Verdickungsschichten darstellen. Man sieht dieselben von der Membran direkt sich abheben und über die Pfropfen verlaufen. Wenn man ungefähr in den Zwischenräumen von 14 Tagen noch mehrere solche Stellen an der Peripherie ätzt, so bietet ein Querschnitt an dieser Stelle später ein sehr interessantes Bild dar. Fig. 10 stellt den schematisirten Querschnitt eines Rhizoms dar, an welchem nach einander drei Protoplasma-Pfropfe durch Ätzen erzeugt wurden. Der erste (I) wurde hervorgebracht, als der Schichtencomplex a die Dicke der Membran darstellte; die Schichten b, c und d laufen über ihn, wie über die Schicht a hinweg. Der Pfropf II wurde angelegt, als die Verdickungsschicht b schon aufgesetzt war, es laufen nur die Schichten c und d über ihn weg. Der Pfropf III wurde dann zuletzt angelegt, nachdem die Membran schon die Dicke von a + b + c erreicht hatte; er wird demgemäfs nur von der Verdickungsschicht d überzogen. Es liefern diese Ätzversuche also recht anschauliche Illustrationen für die Verdickung der Zellwand durch neugebildete und aufgelagerte Schichten, die einesteils da, wo sie an Membran angesetzt werden, vollkommen mit dieser eins werden, andernteils aber als selbständige Membranbildungen erscheinen, wo sie Fremdkörper überziehen.

Es mag hier erwähnt werden, daſs man gar nicht sehr selten kleinere Plasmaeinschlüsse in der Membran von Caulerpen findet, welche man direkt aus dem Meere genommen hat. Besonders an den Stellen, wo längs- oder schräg verlaufende Fasern oder „Balken“ von Verdickungsschichten überdeckt werden, sind solche Reste zu finden, sie treten aber auch an anderen Orten auf. Strasburger hat derartige Einschlüsse schon abgebildet und sie als Beweise für die Auflagerung der Schichten herangezogen. Nach längerem Eingeschlossensein verwandeln sich diese Protoplasmaportionen in gelbliche mehr oder minder homogene Massen,[1]) nachdem sie wahrscheinlich schon vor ihrem Einschluſs in die Wand eine Veränderung erfahren hatten, derzufolge sie überhaupt von dem übrigen Protoplasma abgetrennt wurden. Neben dem Hinweis auf das Appositionswachstum, den diese

1) die doppeltbrechend werden!

Beobachtungen geben, sind dieselben auch noch in anderer Beziehung von Interesse, nämlich in Beziehung auf Fragen, welche kürzlich wieder von Wiesner[1]) in den Vordergrund gestellt wurden. Es handelt sich nämlich um die fragliche Durchdringung der Zellwand seitens eines feinsten Protoplasmanetzes. Wiesner ist zu der Annahme geneigt, dafs dies der Fall sei, einmal aus rein theoretischen Gründen, da mit dieser Annahme vieles verständlich würde, was seiner Ansicht nach anders nicht gut erklärt werden könne; zweitens, und das wäre ein stichhaltigerer Grund, weil in der Membran gewisser Pflanzen ein Eiweifsgehalt thatsächlich soll nachgewiesen worden sein. Es ist demgegenüber aber zu bedenken, dafs die sehr genauen Analysen von einer grofsen Zahl pflanzlicher Membranen, wie sie von geübtesten Chemikern vorliegen, immer nur die Elemente C, H, O in den bekannten Prozentsätzen, niemals aber Stickstoff geliefert haben. Sollten in vereinzelten Fällen thatsächlich aber Eiweifskörper in der Membran festzustellen sein, so könnten sie von solchen groben oder feineren Einschlüssen herrühren, wie sie bei *Caulerpa* vorkommen. Ein Stickstoffgehalt könnte aufserdem aufgefunden werden, wenn die Membranen mit einer stickstoffhaltigen gelösten Substanz z. B. Asparagin durchtränkt sind. Alle diese Möglichkeiten sind zu berücksichtigen, ehe man den Nachweis einer stickstoffhaltigen Substanz in der Membran im Wiesner'schen Sinne verwerten kann. Die nachträglichen Umwandlungen der Membran, welche nach Wiesner das Postulat einer innigen Durchsetzung mit Protoplasma stellen, sind aber auch ungezwungen durch Einwanderung von Stoffen in die Cellulose vom Protoplasma aus zu erklären.

Wie sich später aus den mitgeteilten Beobachtungen an Bryopsis- und Derbesia-Arten ergeben wird, erfolgt die Apposition der Schichten in Gestalt dünner Celluloselamellen, die auf irgend eine Art vom Protoplasma gebildet werden. Ich möchte darauf jetzt schon besonders hinweisen, damit mit dem Ausdrucke „Appositionswachstum", der hier gebraucht wird, der richtige Vorgang verknüpft wird. Bei diesem Wort bedarf nämlich der Ausdruck „Apposition" wie der Ausdruck „Wachstum" in seiner Anwendung auf die vorliegenden Verhältnisse eines besonderen Commentars. Wenn ein Krystall aus einem Lösungsmittel auskrystallisirt, so „wächst" er, wie man sich ausdrückt, durch Apposition. Diese Apposition ist veranlafst durch die anziehenden Kräfte, welche der Krystall auf die Moleküle oder unsichtbar kleinen Molekulargruppen der Lösung ausübt. Die dem Krystall inne wohnenden Anziehungskräfte bestimmen neben der Anziehung der Moleküle aber auch zugleich deren gesetzmäfsige Anordnung. Es geht vom Krystall ein Einflufs aus, der ihn einerseits an

1) Wiesner, Untersuchungen über die Organisation der vegetabilischen Zellhaut. Sitzungsber. d. k. k. Akadem. d. Wissensch. zu Wien. Bd. 93. 1886. Abthlg. I. Heft 1.

Materie zunehmen läfst, andrerseits aber auch die äufsere Form der Materie zugleich bestimmt. Man kann deshalb vom Krystall sagen, er „wächst“, denn bei dem Worte „Wachsen“ ist immer eine gewisse Aktivität des wachsenden Dinges bei der Gröfsenzunahme vorausgesetzt. Auch eine Schlammablagerung kann durch neue Schlammteilchen an Dicke zunehmen, aber niemand wird das Wort „Wachsen“ im eigentlichen Sinne des Wortes hier gebrauchen. Ganz anders als bei einem Krystall kommt das sogenannte Appositionswachstum der Zellhaut zustande. Bei dieser werden nicht Cellulosemoleküle oder -Micelle in bestimmter Weise aus einer Mutterlauge angezogen, sondern es wird vom Protoplasma eine Lamelle von mefsbarer Dicke erzeugt und diese Lamelle dann apponirt, auf die Membran wie ein Stück Papier auf einen starken Carton aufgelegt. Sobald man bei der Zellwand das Wort Apposition gebraucht, mufs man sich deshalb immer vergegenwärtigen, dafs die bei Krystall und Cellulosemembran gleich bezeichneten Vorgänge in Wirklichkeit ganz enorm verschieden sind. — Aufserdem ist aber auch, soweit die Anlagerung von neuen Lamellen in Betracht kommt, von einem eigentlichen „Wachstum“ der Zellhaut gar keine Rede. Ebensowenig wie die angeführte Schlammablagerung gegenüber dem neu hinzusinkenden Schlamme, hat die vorhandene Zellwand eine direkte Mitwirkung bei der Verdickung aufzuweisen, sie wird durch neu aufgelegte Lamellen eben nur dicker gemacht. Das Intussusceptionswachstum in Nägeli'schem Sinne wäre ein echtes Wachstum. Für die Worte Dickenwachstum, Flächenwachstum, Spitzenwachstum könnte man, um den rein passiven Charakter dieser Erscheinungen auch in der Bezeichnung mehr zu betonen, die Worte „Verdickung“, „Flächenausdehnung“, „Spitzenaustreibung“ [1]) anwenden. Doch braucht keineswegs von der alten Bezeichnung abgegangen zu werden, sobald man sich nur dessen bewufst bleibt, was es mit dem „Wachstum“ der Membran, wenigstens der von *Caulerpa, Derbesien* und *Bryopsis* auf sich hat. — Spitzenwachstum und Flächenwachstum sind bei diesen Pflanzen von einander zu halten, mehr als es bei Intussusceptionswachstum der Fall wäre. Sie sind insofern mit einander verknüpft, als die Spitzenaustreibung, nämlich die Vorstülpung neuer Membrankappen die Fläche der Gesammtmembran ja auch vergröfsert. Es findet aufserdem aber auch noch eine Flächenvergröfserung der schon fertig gebildeten Membran statt, wie man aus der Zunahme schliefsen mufs, welche die Entfernung der Faseransätze von einander eine Strecke weit hinter dem Vegetationspunkte erfährt. Nägeli machte schon darauf aufmerksam, dafs die Fasern bei ihrer Anlage nahe an der Spitze eine Entfernung von 0,0015″ bis 0,0020″ besäfsen, während sie an ausgewachsenen Stellen durch-

1) Es wurde ja bereits erwähnt, dafs dabei eine Durchbrechung junger Membranschichten durch noch jüngere Membrankappen stattfindet.

schnittlich auf 0,150 Linien auseinander gerückt erschienen. Die Membran müfste sich also in diesem Falle um das Hundertfache (linear) vergröfsern, ihre Fläche beim Blatt demnach sich um das 10,000fache verbreitern. Die Messungen, welche ich an Blättern und Rhizomen anstellte, die mit Eau de Javelle durchsichtig gemacht worden waren, ergaben nie so hohe Werte, indem die spätere mittlere Entfernung der Fasernansätze das 8—10fache (!) derjenigen betrug, welche sie bei ihrer Anlage besafsen. Ob die ganze Flächenvergröfserung bei *Caulerpa* auf bloser mechanischer Dehnung beruht, oder ob ein aktiver Wachstumsvorgang dieselbe unterstützt, konnte ich bei *Caulerpa* nicht feststellen; ich glaube jedoch nach den Beobachtungen an *Bryopsis* und *Derbesia* auf eine bedeutende mechanische Dehnung schliefsen zu dürfen. Eine so grofse Dehnung, wie sie in manchen Fällen vorliegt, geht natürlich weit über die Elasticitätsgrenze, wie sie für ältere Membranen festgestellt werden kann, hinaus. Für ganz jugendliche Membranen mögen allerdings ganz andere Verhältnisse, als bei älteren, in Betracht kommen; es ist aufserdem aber auch nicht ausgeschlossen, ja sogar wahrscheinlich, dafs durch eine Einwirkung des Protoplasmas die Eigenschaften der zu dehnenden Membran so geändert werden, dafs eine fast unbegrenzte (unelastische) Dehnung erfolgen kann.

Nach den wenigen Beobachtungen, welche ich über das Wachstum der Blätter von *Caulerpa* gemacht habe, liegt bei diesen Sprossungen, die cylindrisch wie ein Rhizom zum Vorschein kommen und bei denen sich so der Stiel zuerst bildet, ein den Rhizomen ähnliches Wachstum vor. Der Unterschied ist nur der, dafs sich die Blattsprosse nachträglich abflachen, d. h. dafs da, wo bei den Rhizomen eine Spitze durchbrochen und durch neue Membrankappen verlängert wird, bei dem flachen Blattsprofs eine Kante dieses Schicksal erfährt. Es kommt gar nicht selten vor, dafs ein Blatt, welches im Wachstum eine zeitlang stille gestanden, von neuem anfängt, weiter zu wachsen. Dann wird die alte Membran an den Kanten gesprengt und der Zuwachs dringt aus diesem Spalte hervor, wie es deutlich auf mikroskopischen Schnitten zu sehen ist. Selbst makroskopisch ist der aufgebrochene Rand der alten Membran oft deutlich zu erkennen und zeichnet sich als feine erhabene Linie auf dem Blatte ab. (Fig. 11.) Was hier nach periodischer Ruhe mit den sichtbaren Spuren der Durchbrechung vor sich geht, das spielt sich bei gleichmäfsigem Wachstum an den geschmeidigen jungen Membranteilen ohne so augenfällige Erscheinungen ab. Markirungsversuche mit übermangansaurem Kali, welches, wie schon erwähnt, unvergängliche und scharf begrenzte Marken liefert, zeigten ein allmähliches Abrücken vom oberen Blattrand, während sie sich, in einiger Entfernung vom Rande angekommen, untereinander nicht mehr verschoben. Auch dies deutet an, dafs das Wachstum am Rande stattfindet und eine kurze Strecke davon entfernt erlischt.

Die Blätter der *Caulerpa prolifera* sind länglich oval und am Vegetationspunkt oft eingebuchtet. Der Vegetationspunkt selbst teilt sich nicht, so dafs die Blätter einfach bleiben. Bei anderen Caulerpen, so der Spezies *crassifolia, falcata* etc. kommen normaler Weise gefiederte Blätter vor, und es war mir deshalb interessant, auch bei *Caulerpa prolifera* ausnahmsweise gefiederte und zerteilte Blattformen auftreten zu sehen. Diese Blätter wurden beobachtet an Caulerpen, welche zu Ende Dezember aus dem Porto di Miseno geholt worden waren. *Caulerpa prolifera* bedeckt dort einen grofsen Teil des sandigen Bodens in der Nähe der westlichen Küste, sie bildet einen zusammenhängenden Rasen, der hie und da von einzelnen Gruppen der *Padina pavonia*, und, wo ein Stein zu Tage tritt, von *Sargassum linifolium* unterbrochen wird. Eine mulmige Schlamm- und Diatomeenschicht überzieht alle älteren Teile der *Caulerpa* und verdeckt deren Grün. Nahe am Ufer steigt die Pflanze an diesem Orte auch bis dicht an das Meeresniveau herauf, ist dort frei von Schlammbedeckung und kann mit den Steinen auf denen sie festgewurzelt ist herausgehoben und auf diese Art ganz unverletzt in die Bassins des Laboratoriums übergeführt werden. So geerntete Pflanzen, welche in grofsen Glasbassins in der Nähe von Nordfenstern weiter kultivirt wurden, wuchsen langsam weiter und begannen anfangs März durch Prolifikation die eigentümlichen Blattformen zu erzeugen. Die Blättchen waren schmal, an ihrem fortwachsenden Ende stumpf zugespitzt und entweder dichotomisch oder racemös in einer Ebene verzweigt. Einige Formen solcher Blättchen sind in den Figuren 12—14 in natürlicher Gröfse wiedergegeben, Es ist zu bemerken, dafs das Wasser in den grofsen Bassins durch einen dünnen, zugleich Luft einführenden Wasserstrahl erneuert wurde, dafs dadurch aber keine irgend erhebliche Strömung eintrat. Um festzustellen, ob die Zimmerkultur und die damit gegebene Abänderung der äufseren Lebensverhältnisse auf diese abweichenden Formen von Einfluſs waren, untersuchte ich noch einmal die Pflanzen im Hafen von Miseno zur selben Zeit; ich fand die meisten mit normalen ganzrandigen Blättern vor, aber doch einige dichotom verzweigte und ein dreiteiliges (mit einem Haupt- und zwei Seitenlappen versehenes) Blättchen vor, eine Erscheinung die ich früher niemals beobachtet und welche ich auch in der Literatur nicht erwähnt fand. Irgend einen äufseren Grund, weshalb sich die Vegetationspunkte bei diesen Blättern regelmäfsig teilten und so die abweigende Form erzeugten, konnte ich nicht auffinden. Durch meine Abreise mufste zudem die Kultur anfangs April unterbrochen werden und ich konnte auch nicht feststellen, ob die Fiederung und Teilung noch weiter fortgeschritten wäre und ob sie eventuell der Vorläufer zu fruktificirenden, Schwärmsporen bildenden Blattsprossen war. Der Umstand, dafs man bislang bei der gewöhnlichen Form von *Caulerpa prolifera* vergeblich nach Schwärmer-

bildung gesucht hat, und weiterhin die Thatsache, dafs im Pflanzenreich für fertile Blätter oft besondere, von den sterilen wesentlich differirende Formen gebildet werden, liefs den Gedanken in Erwägung ziehen, dafs es sich auch hier möglicherweise um eine Blattform mit besonderen Funktionen handle.

Ganz besonders günstige, weil im Leben schon ziemlich durchsichtige Versuchspflanzen boten sich in Arten der Gattungen *Bryopsis* und *Derbesia* dar, von denen hauptsächlich *Bryopsis plumosa* Ag., *Br. cupressoides* Ktzg. und *Br. muscosa* Lam., dann *Derbesia Lamourouxii* Sol., *D. tenuissima* Crouan und *D. neglecta* Berth. zu Färbeversuchen verwandt wurden. Die ziemlich derben Membranen nehmen die Farbe sehr leicht auf und die zählebigen Pflanzen ertragen die Färbung, wenn sie vorsichtig genug ausgeführt ist, sehr gut. Schon nach zweimaligem raschem Eintauchen in die betreffenden Lösungen sieht man die Membran durch und durch gleichmäfsig blau gefärbt, sowohl in den jüngsten Partieen an der Spitze wie in den älteren. Nach dem Zurückbringen der Pflänzchen in Seewasser erblafst die blaue Farbe zunächst in den jüngeren Teilen, kurz darauf auch in den älteren, so dafs oft schon nach Verlauf zweier Stunden die künstliche Färbung nicht mehr zu erkennen ist. Untersucht man dann nach 2 bis 3 Tagen eines der Versuchspflänzchen in angesäuerter Ferrocyankaliumlösung, so findet man, dafs aus der blauen Membran vorne eine kleine ungefärbte Kuppe hervorschaut. Nach einigen Tagen findet man an einer anderen Versuchspflanze, wie die Kuppe sich verlängert hat, aber die Pflanze dabei ihr normales natürliches Aussehen behalten hat. (Fig. 15.) Der Übergang von blauer Membran zu ungefärbter scheint ganz allmählich stattzufinden, er ist durch gar keinen besonderen Absatz kenntlich; man sieht nur, dafs die Grenze zwischen hellblau und weifs schliefslich eine scharfe, wenn auch nicht durch eine Linie bezeichnete ist. Stellt man auf den optischen Längsschnitt eines Sprosses ein, so findet man ähnlich, wie es die Längsschnitte der Caulerpa-Rhizome zeigten, ein allmähliches keilförmiges Auslaufen der blauen Membran in eine dünne äufsere Schicht, welche innen um so mehr von farbloser Membran überlagert wird, je weiter nach vorn man kommt. Von der Spitze sich entfernend, findet man umgekehrt die Dicke der farblosen Schichten abnehmen, die blauen keilförmig an Dicke zunehmen, bis man schliefslich an eine Stelle gelangt, wo die ganze Membran blau gefärbt ist und an die dann das Protoplasma direkt anstöfst. In den älteren Stammteilen findet man das letztgenannte Verhalten auch noch nach 4 bis 5 Wochen nach der Färbung vor. Es wurde darauf schon früher hingewiesen, als auf einen Beweis, dafs die mit der Eisenverbindung imprägnirte Zellwand von dem Protoplasma sozusagen gleichwertig mit der nichtimprägnirten erachtet wird, dafs die Auflagerung neuer Membranschichten

an anderen Stellen nicht als eine von der gefärbten Membran ausgehende Reizerscheinung aufzufassen ist. Zudem erfolgt die Auflagerung neuer Celluloselamellen nahe der Spitze auf die gefärbte Membran nur in dem Maſse, daſs dieselben die normale Dicke der Zellhaut ergänzen. Wo die blau gefärbte Membran die normale Dicke schon repräsentirt, da wird nichts mehr aufgelagert; wo sie etwas dünner ist, wird wenig farblose Cellulose innen aufgesetzt, wo sie weiterhin ganz dünn ausläuft, wird entsprechend viel farblose Cellulose zur Verstärkung angelagert. Auch diese Ergänzung spricht doch ganz entschieden für die physiologische Gleichwertigkeit imprägnirter und nicht imprägnirter Membran für die Pflanze. Verfolgt man den Vorgang des Spitzenwachstums in kürzeren Intervallen, so zeigt es sich, daſs die dünne blaue Membrau an der Spitze noch dünner ausgedehnt, zu gleicher Zeit aber von farblosen Lamellen unterlagert wird. Die immer dünner gewordene Zone auf dem Scheitel hängt schlieſslich kaum sichtbar noch zusammen, dann wird sie oben getrennt, gesprengt. Weiſse Schichten drängen sich zwischen den Rändern durch, schieben die blauen ursprünglich halbkugelförmig gewölbten Schichten mehr und mehr zur Seite. Diese werden dann endlich gerade gestreckt in der Cylinderfläche, zu welcher sich der Umfang des Sprosses entwickelt. Es findet bei dem Spitzenwachstum also eine gewaltsame Dehnung zunächst in der Längsrichtung statt, dieser folgt eine Zerreiſsung der oben auf's Feinste ausgezogenen Membranschichten; nach der Sprengung tritt dann eine Dehnung in tangentialer Richtung auf, so weit, bis der definitive normale Umfang des Sprosses erreicht ist. Würde die gefärbte Membran irgendwie in ihrer Dehnbarkeit, in ihrem Molekularzusammenhang verändert, so ist es klar, daſs an der Austrittsstelle der ungefärbten Membranlamellen entweder eine Verengung oder eine Ausbauchung der normalen Cylinderfläche erfolgen müſste. Fig. 16 stellt ein Stück eines mittels Mikrotom bei Paraffineinbettung hergestellten Längsschnittes von einem im Wachstum begriffenen und kurze Zeit vor der Tötung gefärbten Derbesienscheitel dar, wie es mit der Oberhäuser'schen Camera bei Zeiss' D nach der Natur aufgenommen wurde. Für gewöhnlich ist in der Membran von Derbesien und Bryopsis eine feinere Schichtung gar nicht zu erkennen. Dieselbe wird aber in ihrem Verlauf und zugleich in ihrer Entstehungsgeschichte durch die Färbung auf das Klarste demonstriert. Es zeigt sich dabei im Wesentlichen derselbe Schichtenverlauf, wie er von Schmitz an *Bornetia secundiflora* beschrieben und von ihm und Strasburger[1]) für die Theorie des Spitzenwachstums durch Apposition verwertet wurde. Diese Theorie hat sich bei *Derbesia*

1) Abgebildet in Strasburger: Bau und Wachstum der Zellhäute. Jena 1882. Taf. IV. Fig. 55.

somit durch den experimentellen Nachweis der Schichtendurchbrechung als richtig erwiesen. Durch die Färbung kann übrigens jederzeit dieser Schichtenverlauf auch in anderen Pflanzenmembranen deutlich gemacht werden, in denen ihn Schmitz zwar auch als wahrscheinlich vermutete, aber nicht sichtbar machen konnte, was nur für *Bornetia* gelang.

Ich möchte hier in Bezug auf die durch Färbung erhaltenen Bilder noch ganz besonders hervorheben, dafs es mir bei normalen, ungefärbten Derbesienscheiteln durch langsame Einwirkung von Molybdänschwefelsäure gelang, denselben Schichtenverlauf hervortreten zu lassen, wie er sich an gefärbten als Grenzlinie zwischen blau und weifs zeigte, dafs es also nicht am Färben liegt, wenn die äufsersten Membranschichten sachte gesprengt werden.

Der erste Autor, welcher übrigens auf diese Wachstumsart in bündiger Weise aufmerksam gemacht hat, war kein andrer als Nägeli! In dem für seine Zeit ausgezeichneten und durch die exakten Beobachtungen noch heute zum Teil wertvollen Aufsatz: „Zellenkerne, Zellenbildung und Zellenwachstum bei den Pflanzen [1]) sagt Nägeli unter anderem: „Die Membran verhält sich also anders an der Spitze und unterhalb der Spitze. An der Spitze ernährt sie sich fortwährend, um diesen Ausdruck zu gebrauchen, oder, was mir richtiger scheint, sie wird fortwährend neu erzeugt: der daselbst thätige Prozefs der Membranbildung bleibt immer der gleiche, so lange das Spitzenwachstum dauert — in unbegrenzten Achsen also unbegrenzt. Unterhalb der Spitze wächst die Membran durch allseitige Ausdehnung und Verdickung bis auf einen bestimmten Punkt.“ — „Das Spitzenwachstum besteht daher auch in einer fortwährenden Neubildung von Membran an der Spitze der Achsen — „es setzt sich fort durch fortdauernde Neubildung membranbildenden Schleimes.“ — „Sobald beim Spitzenwachstum in jedem Momente wieder neue Membran entstanden ist, so dehnt sie sich ebenfalls durch allseitiges Wachstum aus.“ „Die Ausdehnung dauert nur eine Zeit lang und hört dann auf.“ [2]) Die Durchbrechung der alten Membran durch jüngere Schichten wird bei der Astbildung in mehr concreter Weise besprochen: „Das Auswachsen der Zellwand in einen Ast geschieht aber, wie ich glaube, nicht durch einseitige Ernährung, sondern durch Neubildung; besonders auch deswegen, weil die Wandung der Mutterzelle oder des Mutterastes zuweilen schon ziemlich dick und geschichtet ist, ehe sich ein Ast bildet und weil dann das Auswachsen vielmehr den Anschein gewährt, dafs die Membran der Mutterzelle nach aufsen gedrängt und durchbrochen werde, als dafs sie durch Ernährung sich erhebe

1) l. c.

2) l. c. 1846. pag. 82—86.

und einen Ast bilde. Die Entstehung eines Zellastes unterscheidet sich von der Entstehung einer Zelle dadurch, dafs dort nur an Einer Seite, hier an der ganzen Oberfläche Membran gebildet wird und dafs dort die Membranbildung fortdauert, hier aber nur einmal und nur kurze Zeit vorhanden ist.“ Abgesehen von der etwas allgemein und öfters etwas unbestimmt gehaltenen Ausdrucksweise finden sich also schon bei Nägeli 1846 die Anschauungen [1]) vor, wie sie in unseren Tagen wieder neu eingeführt, vertheidigt und begründet werden mufsten.

Um wieder zur Sache selbst zurückzukommen, so möchte ich nochmals hervorheben, dafs die Färbe-Versuche den experimentellen Nachweis geliefert haben, dafs die Schichtung an der Spitze nicht durch Intussusceptionsvorgänge, sondern durch thatsächliche Anlagerungen von innen zu stande kommen. Es liefse sich rein theoretisch der Verlauf der Schichten bei *Bornetia* ja auch durch Intussusception ungezwungen erklären, denn es ist gar nicht nötig und in der Intussusceptionstheorie nicht mit inbegriffen, dafs die Differenzirung in wasserarme und wasserreiche Schichten parallel der Oberfläche der Membran verlaufen müssen. — Leider konnte ich die besonders günstige Versuchspflanze, die *Bornetia,* nicht selbst zu Färbeversuchen verwenden, da ich sie an den von Berthold angegebenen Fundorten bei Neapel (der Mergellina, der Grotta del tuono und im porto di Miseno) im vorigen Winter trotz eifrigsten Suchens nicht finden konnte.

Die Querschnitte, welche ähnlich den Längsschnitten durch Bryopsis- und Derbesia-Sprosse bei Paraffineinbettung und mit Benutzung des Mikrotoms leicht in Serien von $^1/_{80}$—$^1/_{100}$ mm Dicke zu erhalten sind, entsprachen natürlich vollkommen den Verhältnissen, die sich auf den Längsschnitten dargeboten hatten. Von unten nach oben fortschreitend, findet man dieselben zunächst von einer gleichmäfsig blau gefärbten Membran umgeben, welcher in höheren Zonen ein schmaler weifser Ring innen aufgelagert ist. Letzterer nimmt noch weiter oben einen immer gröfseren Raum gegenüber der dünner werdenden blauen Membran auf der Aufsenseite ein (Fig. 17—19), bis letztere schliefslich verschwunden ist und die ganze Dicke der Membran von farblosen Schichten gebildet wird.

Aus den bisherigen Versuchen geht hervor, dafs die Verdickung der Membran in ausgiebiger Weise durch Anlagerung neuer Membranschichten stattfindet, dafs ebenso das Spitzenwachstum durch die Bildung neuer Lamellen von innen her und durch die schräge Anlehnung derselben an die durchbrochenen äufseren bewirkt wird. Die Frage, ob neben dieser Appositionsthätigkeit bei der Zunahme der Zellhautsubstanz noch eine solche durch

1) Dieselben gehen aus dem Zusammenhang besser hervor, als aus den hier herausgegriffenen Sätzen.

Einlagerung neuer Teilchen einher geht, wurde bisher noch nicht in den Bereich der Untersuchung gezogen, da dieselbe wiederholte Messungen an der lebenden Pflanze erfordert. Die durchsichtigen Zellschläuche von Derbesien und Bryopsis gestatten nun, solche Messungen vorzunehmen und dieser wichtigen Frage somit auch näher zu treten.

Es liegt dabei in der Natur der Experiment-Anstellung, dafs die Frage nur bezüglich der Membranverdickung einer exakteren Beurteilung sich darbietet, während die Flächenausdehnung sich derselben mehr entzieht; doch glaube ich auch über diesen Punkt, wenn auch nicht feste Anhaltspunkte, so doch wertvolle Hinweise erhalten zu haben.

Betrachten wir zunächst die Verdickung, so leuchtet ein, dafs dieselbe, falls sie durch Intussusception einer in ihren Grenzen scharf markirten Membranschicht verursacht würde, sich durch ein Auseinanderrücken dieser Grenzen offenbaren müfste. Wir haben also in den genauen und nach gewissen Zeiträumen wiederholten Messungen ein Mittel in der Hand, zu bestimmen, ob die besagte Schicht in der Zwischenzeit durch Einlagerung sich verdickt hat. Freilich ist damit noch nicht gesagt, welcher Natur diese Einlagerung ist; ob eine solche von Cellulosemicellen, also ein ächtes Intussusceptionswachstum, vorliegt, oder ob es Wasser oder eine andere Substanz ist, welche eine Volumveränderung verursacht. Würde sich thatsächlich bei den Versuchen eine nachträgliche Dickenzunahme zeigen, so müfste eine schwierige Untersuchung die Natur der Einlagerungsmasse klarlegen, oder der Grund derselben müfste ganz unsicher bleiben. Im entgegengesetzten Falle liegt aber eine unzweideutige Beantwortung vor.

Die Messungen wurden, da es nur auf relative Gröfsen ankommt, auch hier wieder mit der Oberhäuser'schen Camera lucida ausgeführt, wobei natürlich alle Umstände, welche auf die Gröfse der zu vergleichenden Zeichnungen von Einfluſs sind, auf das Peinlichste berücksichtigt wurden. Ein Teil der Pflanzen wurde frisch dem Meere entnommen, ein anderer Teil aber den Zimmerkulturen, die in der Nähe von Nordfenstern gehalten wurden. Der hohe Chlorophyllgehalt der Freimeer-Pflanzen ist bei den Messungen oft etwas hinderlich und dies war der Hauptgrund, weshalb nebenher Zimmerkulturen, die teilweise etioliren, dabei schnell wachsen und chlorophyllarm sind, benutzt wurden. Während bei den frischen Pflanzen die Chlorophyllkörper dicht aneinander, stellenweise sogar übereinander geschoben sind und eine dunkle grüne Farbe des Sprosses bedingen, liegen die Chromatophoren bei den Zimmerpflanzen in grofsen Zwischenräumen von einander entfernt, sind hellgrün und die kleinen runden Zellkerne sind dazwischen deutlich als schimmernde Körperchen zu sehen. (Nebenbei sei bemerkt, dafs die bei einseitiger Beleuchtung gezogenen Zimmerpflanzen deutlich die An-

sammlung der Chlorophyllkörper an der Lichtseite der Schläuche zeigten, oft in dem Maſse, daſs die Schattenseite davon ganz entblöſst war. Die Chlorophyllkörper selbst, im Allgemeinen von länglich eiförmiger Gestalt, zeigten langsame amöboide Gestaltveränderung bei ihrer Bewegung.)

Die Markirung fester Grenzpunkte geschah zunächst wieder durch Berliner-Blau-Färbung. Die gefärbte Membran wurde dann an einer bestimmten Stelle — in der Mitte zwischen 2 Fiedern, oder an der Basis eines derselben, oder auch an anderen zufällig bestimmten Orten, wie solchen, durch epiphytische Florideen gekennzeichneten — gemessen. Hie und da geben auch Einschlüsse oder sonstige Unregelmäſsigkeiten in der Membran willkommene Anhaltspunkte für den Ort der Messung ab. Nach der Messung wurden die sich rasch entfärbenden Pflanzen weiter kultivirt und nach 14 Tagen resp. 4 Wochen, nachdem sie kräftig weiter gewachsen waren, abermals an der betreffenden Stelle nach Regenerirung des blauen Farbstoffs gemessen. Dabei muſs die Vorsicht gebraucht werden, daſs bei der Regeneration möglichst wenig Säure und auch nur möglichst kurze Zeit einwirkt, denn stärkere Salzsäure veranlaſst nach und nach ein Aufquellen der Membran. Die Versuchsergebnisse zeigten, daſs in keinem Falle eine nachträgliche Verdickung innerhalb der blauen Zone stattgefunden hatte. In den unteren ausgewachsenen Teilen blieb die Membran gleichmäſsig dick; weiter oben, wo ein Dickerwerden der Gesammtmembran stattgefunden hatte, war dies lediglich durch Auflagerung neuer Substanz auf der Innenseite geschehen. Geht man noch weiter nach der Spitze, so findet man die gefärbte Membran sogar etwas dünner geworden, und diese Dickenabnahme wird um so auffälliger, je mehr man sich dem Vegetationspunkte nähert. Die Verdünnung rührt offenbar von einer Dehnung auf eine gröſsere Länge her. Durch diese Dehnung wird aber auch die Genauigkeit der Messungen ganz nahe der Spitze vereitelt, indem man nicht mehr darüber in's Klare kommen kann, ob man wirklich dieselbe Stelle der Membran miſst, die man zu Beginn des Versuches gemessen hatte; an der Spitze sind nämlich gewöhnlich auch keine Anhaltspunkte gegeben, wie sie weiter unten die Orientirung erleichtern. Soviel läſst sich aber immer feststellen, daſs die markirten Schichten an den Orten ausgiebiger Streckung der Membran dünner werden.

Eine Verdickung durch Intussusception ist nach diesen Versuchen also ausgeschlossen und auch für die Verlängerung ist die letztere höchst unwahrscheinlich gemacht. Würde dieselbe im letztgenannten Falle von irgendwelchem Belang sein, so wäre ein Dünnerwerden mit der Streckung gar nicht notwendig verbunden, denn die Substanzzufuhr könnte die Dicken-Abnahme durch Streckung wieder ausgleichen. Trotzdem könnte aber eine Einlagerung

noch mit im Spiel sein, wenn nämlich die Streckung das Mehrfache der Verdünnung betrüge. Auch darüber habe ich mir durch Messungen Aufschluſs zu verschaffen gesucht; diese Messungen sind aber schwer ganz exakt auszuführen. Da, wo eine starke Dehnung stattfindet, keilen sich die blauen äuſseren Membranteile gerade aus, man weiſs dazu nicht, wo auf der in's Auge gefaſsten Strecke die Hauptdehnung stattgefunden hat, und so konnte ich nur aus den mittleren Werten vieler Einzelmessungen eine annähernde Bestimmung der gewünschten Gröſsen erhalten. Dieselbe hatte aber insofern ein befriedigendes Resultat, als das Mittel der Verdünnung im Allgemeinen den reciproken Wert der Streckung darstellte, ein Verhältnis, wie es vorliegen muſs, wenn Dehnung von Körpern, die ihr Volum nicht ändern, und ohne Substanzzufuhr stattfindet.[1]) Die vorgefundenen Schwankungen, die sich aus den ungewissen Anhaltspunkten ergaben, waren nie so erheblich, daſs sie dieses Verhältnis ganz verwischt hätten. Wie bei der Verdickung keine Intussusception in die Membran nachgewiesen werden konnte, so geht meiner Ansicht nach aus dem Mitgeteilten hervor, daſs auch die Flächenausdehnung bei den beobachteten Bryopsis und Derbesien ohne Einlagerung von Cellulose stattfindet. Die Cellulosehülle ist bei diesen Algen augenscheinlich nicht zu selbständigem Wachstum befähigt.

Es ist bei den eben genannten Färbeversuchen allerdings ein Einwand zu berücksichtigen, auf welchen weiter oben (Seite 119) schon einmal hingewiesen wurde, nämlich der, daſs das eingelagerte Eisen die bei ungefärbten Membranen eventuell stattfindende Intussusception, die Aufnahme von Cellulose-Molekülen in's Innere, unmöglich mache. Da aber das Wachstum in Geschwindigkeit und Formbestimmung nach dem Färben ganz normal weiter geht, so ist eine so tiefgreifende Wachstumsstörung, wie sie durch den Ausschluſs normal vorhandener Intussusception gegeben wäre, an sich schon unwahrscheinlich. Es wurde aber auch gelegentlich schon betont, daſs normal wachsende Membranen alle regelmäſsig einen Mineralgehalt besitzen, von dem noch kein Anhänger des Intussusceptionswachstums behauptet hat, er hindere die Einlagerung von Celluloseteilchen. Ich habe trotzdem diesen Einwand ernstlich in Erwägung gezogen und die gefärbten Pflanzen in dieser Hinsicht sofort mit ungefärbten verglichen, bei denen dieser Einwand in Wegfall kommt. Auch bei diesen findet man hie und da natürliche Marken in der Membran vor, besonders häufig in Gestalt

1) Bei diesen ist der Poisson'sche Coëfficient $\mu = 1/2$. Es verhalten sich so die Colloide. Bei älteren Membranen fand ich $\mu < 1/2$. Die Bestimmung ist bei den Membranen, welche Hohlcylinder sind, die bei der Dehnung durch Turgor kaum an Radius abnehmen, sehr einfach durch lineare Messung zu erreichen (so genau als es bei den Fehlerquellen überhaupt wünschenswert ist).

von Linien, welche zwei oder mehrere Schichtenkomplexe ziemlich scharf trennen, aber auch eingeschlossene Protoplasmateile kommen als solche spontan gegebene Marken vor. Mittels des Zeichenapparates wurde die Mächtigkeit der verschiedenen Membranschichten an bestimmten Stellen genau aufgezeichnet und von fünf zu fünf Tagen genau verglichen. Es wurden so kontrollirt 22 Pflänzchen, alle mit deutlichen Grenzmarken versehen, die meist in scharfen Trennungsstreifen zwischen Schichten verschiedener Dicke bestanden. In anderen Fällen dienten flache eingeschlossene Protoplasmaportionen, in drei Fällen ein Einschluſs unbekannter Natur, in einem letzten Fall ein eingeschlossenes Chlorophyllkorn (!) als Anhaltspunkte.

Obgleich nun in diesen Fällen ein Intussusceptionswachstum durch nichts ausgeschlossen war, so bewahrten doch alle so abgegrenzten Schichten bis auf die innerste ihre frühere Mächtigkeit, sie nahmen beziehungsweise in der Nähe der Spitze etwas an Dicke ab. Nur die jedesmal innerste Schicht nahm an Dicke zu, mochte sie nun vorher eine kaum meſsbare oder schon eine ansehnliche Mächtigkeit besessen haben. Letzterer Umstand ist auch bemerkenswerth, insoweit er die Annahme ausschlieſst, es wachse vielleicht nur eine innere Schicht von einer gewissen beschränkten Dicke durch Intussusception. Der Fall freilich, dass nur eine innere dünnste Lamelle durch Intussusception wachse und der, diese Dicke jeweilig überschreitende äussere Theil aufhöre zu wachsen, ist noch nicht ausgeschlossen, wird aber durch die direkten Beobachtungen an den Vegetationspunkten lebender Derbesien und Bryopsis nicht bestätigt. Schmitz hat nach den schon erwähnten älteren Angaben gleicher Richtung zuerst wieder darauf aufmerkſam gemacht, daſs bei der Bildung der jüngsten Membranlamelle eine Metamorphose der äuſsersten Protoplasmaschicht vorliege, daſs dieselbe aus dem Protoplasma direkt hervorgehe und nicht ein Ausscheidungsprodukt desselben sei. Schmitz schloſs dies aus Beobachtungen, die er mit Hilfe von Färbungsmitteln an verschiedenen Untersuchungsobjekten anstellte. Er äuſsert sich über den Vorgang der Membranbildung folgendermaſsen:[1]) „Die pflanzliche Zollmembran ist (wenigstens in allen den Fällen, die ich bisher genauer untersuchen konnte) zunächst nicht das Produkt einer Sekretion, sondern sie entsteht durch einfache Substanz-Metamorpose aus dem Protoplasma durch direkte Umwandlung des letzteren. Das lässt sich auf's genaueste feststellen an Zellen, welche zuletzt leer sind. Der Protoplasmakörper wird hier allmählich zu einem dünnen wandständigen Schlauche, der immer mehr sich verdichtet, immer schwieriger durch kontrahirende Reagentien von der Zellwand sich ablösen läſst und zuletzt als innerste Verdickungsschicht der Zellwand selbst fest anhaftet. —

1) l. c. pag. 2.

Die gleiche Entstehung der Zellmembran zeigen ferner solche Zellen, welche an der Aussenfläche ihres Protoplamakörpers wiederholt Membranlamellen ausbilden. Hier bildet sich die äusserste Schicht des Protoplasmakörpers allmählich zu einer immer dichteren Schicht aus, die zunächst noch fest mit dem übrigen Protoplasmakörper verbunden ist; allmählich aber gelingt es immer leichter, diese verdichtete Hautschicht von dem kontrahirten Protoplasmakörper abzulösen und schliesslich haftet dieselbe als innere Verdickungsschicht an der bisherigen Zellwand fest an.“ Strasburger vertritt in seinem Werke über den Bau und das Wachsthum der Zellhäute dieselbe Ansicht.

Ich fand an den Scheiteln von Bryopsis und Derbesia ähnliche Erscheinungen, wie sie Schmitz an anderen Objekten beschrieb, vor. Besonders bei Anwendung von Quellungsmitteln z. B. Schwefelsäure sieht man sehr häufig, wie die innerste Schicht der Zellwand, die an der frischen unverletzten Pflanze mit der Membran dicht zusammenhängt (nur durch das höhere Lichtbrechungsvermögen, wie es überhaupt dem „Grenzhäutchen“ zukommt ausgezeichnet) sich von der Membran ablöst, sich kräuselt und nachdem die äussere Cellulose aufgelöst ist, mit dem übrigen Plasma zurückbleibt, allerdings in mehr oder weniger gequollenem Zustande. Wendet man an Stelle der reinen Schwefelsäure Molybdänschwefelsäure an, wie sie von Gardiner[1]) zur Sichtbarmachung der Protoplasmaverbindungen zwischen den Zellen höherer Pflanzen benutzt wurde, so färbt sich das Protoplasma blau[2]), die in „Umwandlung“ begriffene Lamelle aber je nach dem Grade ihrer Umwandlung mehr oder weniger blau, wobei sie weniger oder mehr aufquillt. Aehnliche Resultate ergibt die Behandlung mit Eau de Javelle, welches das Protoplasma auflöst (an Spiritusmaterial), die Cellulose aber sehr langsam etwas aufquellen läfst. Je nach der Natur der Umwandlungslamelle wird dieselbe dann mehr oder weniger von diesem Reagenz angegriffen. Es ist dabei zu bemerken, dafs sich das gesagte Gebilde erst dann von dem Protoplasmaschlauch als selbstständige Lamelle scharf abhebt, wenn der Cellulosecharakter schon ziemlich stark hervortritt. Auch Chlorzinkjod ergab mannigfache Übergangsreaktionen. Die jüngste Membranlamelle wird also ganz augenscheinlich nicht von der Zellmembran ausgebildet, wie es die Intussusceptionstheorie annimmt, sondern vom Proto-

1) W. Gardiner. On the continuity of the protoplasm through the walls etc. Arbeiten d. Bot. Inst. Würzburg. III. Bd. Heft 1. 1884.

2) Eigenartige Blaufärbungen erhält man oft bei Zusatz reiner Schwefelsäure zu frischen Derbesien. Dieselben zeigen sich zwischen dem kontrahirten Protoplasmaschlauch und der Membran in Gestalt eines intensiv blau gefärbten körnigen Niederschlags, besonders häufig in der Nähe der fortwachsenden Enden. Woher die Blaufärbung rührt, konnte ich nicht ergründen; vielleicht sind es stärkeartige Mikrosomen, die durch Jod, welches seinerseits durch die Schwefelsäure aus Verbindungen frei gemacht wird, gebläut werden.

plasma als Lamelle von messbarer Dicke. Über die Art und Weise der Enstehung dieser Lamelle aus dem Protoplasma ist noch gar nichts bekannt; ich selbst fand nicht die Zeit, dieselbe so eingehend zu studiren, wie es wohl nötig wäre. Da das Protoplasma eine Stickstoff, Schwefel und Phosphor enthaltende Substanz ist, während die Cellulose nach den eingehendsten Analysen nur aus den Elementen eines Kohlehydrates besteht, so ist es selbstverständlich, dafs die Bildung der Celluloselamelle an Stelle einer Protoplasmalamelle nicht in einer einfachen Metamorphose bestehen kann, sondern den ganzen Chemismus betreffen mufs; es müfste eine Umwandlung von Grund aus vor sich gehen. Da aber das Protoplasma verschiedener Pflanzengattungen, selbst -Arten wahrscheinlich verschiedene Zusammensetzung hat, so müfste in jeder Pflanzenart dieser chemisch-physikalische Prozefs ein spezifischer sein. Dem gegenüber fragt es sich, ob die beobachteten Thatsachen nicht noch eine andere Interpretation zulassen. Da mufs man sich denn sagen, dafs die erwähnten Erscheinungen in gleicher Weise auftreten müfsten, wenn die äufserste Protoplasmaschicht sich allmählich mit Kohlehydrat so überladet, dafs diesem gegenüber die Protoplasmareaktionen mehr und mehr zurücktreten, wenn sich dann das aus Eiweifskörpern bestehend gedachte Protoplasma aus dieser noch weichen Kohlehydratschicht zurückzieht in demselben Mafse, als das Kohlehydrat selbst noch vermehrt wird und schliefslich allein übrig bleibt. Wir hätten dann eine Bildung der einzelnen Lamellen durch einen eigenartigen, von den Nägeli'schen Vorstellungen abweichenden Intussusceptionsvorgang vor uns. Die äufsere Protoplasmaschicht beladet sich mit Kohlehydrat (und dafür spricht die bei Schmitz und Strasburger stets wiederkehrende Beobachtung von den Ansammlungen von Mikrosomen in der membranogenen Protoplasmaschicht, welche Mikrosomen zum Teil vor der Membranbildung verschwinden); aus dem Molekülgemenge von Eiweifs und Kohlehydrat ziehen sich die Eiweifsmoleküle zurück und werden ersetzt durch neu einwandernde Kohlehydratmoleküle, die ihren Platz einnehmen. Schliefslich bleibt dann eine Celluloselamelle da übrig, wo anfangs eine mit wenigen Kohlehydratmolekülen beladene Protoplasmaschicht war. Es wäre danach ein Intussusceptionsvorgang bei der Bildung der mefsbar dicken Celluloselamelle thätig, der im Protoplasma seinen Sitz hat, nicht in einer festen und toten Zellmembran, wie es die Nägeli'sche Intussusceptionstheorie lehrte. Für das mehr oder weniger flüssige Protoplasma sind die Intussusceptionsvorgänge nicht nur wahrscheinlich, sondern nach Analogie der Vorgänge in Emulsionen und Lösungen wohl die thatsächlich vorliegenden. — Es ist natürlich nicht ausgeschlossen, dafs der in gewissen Entwickelungsstufen regelmäfsig nachzuweisende Eiweifsgehalt der entstehenden Membran in gewissen Pflanzenspezies bleibend werden kann, wodurch dann die Wiesner'schen Angaben darüber

von andrem Gesichtspunkte aus verständlich würden. Ebenso wird die Membran nach ihrer Entstehung einen Teil des Organisationswassers, welches im Protoplasma enthalten war, zurückbehalten.

Es ist vielleicht gerade hier der passende Ort, auf eine Erscheinung hinzuweisen, welche ich an dicken Membranen von Derbesien hier und da beobachten konnte. Wenn zu diesen langsam Schwefelsäure zugesetzt wurde, so verwandelten ganze Strecken der Membran mit dem Aufquellen oft ihre Struktur in auffallender Weise. Anstatt bei der Aufquellung zu einer durchsichtigen Gallerte zu werden, nahm die Substanz ein feinkörniges Aussehen an, wie es dem Protoplasma eigen ist. Die Substannz der Membran war dann von dem angrenzenden Protoplasma kaum zu unterscheiden, nur die reihenweise und schichtenweise Anordnung der Membransubstanzteilchen verrieth ihre Zugehörigkeit zur Membran. (Fig. 20.) Der Vorgang erinnerte an den Zerfall der Membran in die Wiesner'schen Dermatosomen nach der „Carbonisirungsmethode". Sehr interessant war die Farbreaktion, welche eintrat, wenn Chlorzinkjod zugegeben wurde. Dann erschien an der Stelle, wo die Schwefelsäure schon eingewirkt hatte und ein körniger Zerfall eingetreten war, eine die Könerschicht umhüllende dichte Wolke blau gefärbter feinster Körnchen; die körnig zerfallene Membran färbte sich dagegen rotgelb, genau wie das angrenzende Protoplasma. Die von der Schwefelsäure nicht in dem Mafse angegriffene Zellwandstrecke färbte sich mit dem Chlorzinkjod violettblau und die Wolke blauer Körnchen fehlte daselbst. Der Uebergang von der violettblauen Membran in die körnig veränderte rothbraune war ein allmählicher. Dieselbe Reaktion wurde noch öfters und meist mit dem gleichen Erfolge wiederholt. Es war nur bemerkenswerth, dass es meist einzelne Stellen der Membran waren, welche sich so eigenartig veränderten, nicht jedesmal die ganze. Es mag dies vielleicht mit einer abweichenden Membranbeschaffenheit gerade an diesen Orten zusammenhängen, vielleicht auch damit, dafs an diesen Stellen die Konzentration der Schwefelsäure den Grad erreicht hatte, der zur Hervorrufung dieser Erscheinung der geeignete ist. Aehnliches wurde auch an Bryopsismembranen und an der Blattmembran von Caulerpa in einzelnen Fällen beobachtet. Man gewinnt daraus den Eindruck, als sei die Membran dieser Algen aus zwei verschiedenen Bestandteilen zusammengesetzt, die sich unter gewissen Bedingungen trennen lassen: Einem mit Chlorzinkjod sich intensiv bläuenden, der durch Schwefelsäure ausgezogen werden kann und einem gröber körnigen, der sich mit Chlorzinkjod wie die Substanz des Protoplasmas rotgelb färbt. Wenn keine nachträgliche Zersetzung durch Schwefelsäure vorliegt, so wären diese Körper gewöhnlich in der Membran auf's engste vereinigt.

Nach der oben auseinandergesetzten Vorstellung der Cellulosebildung aus einer Protoplasmalamelle wäre die Membranbildung einer *Derbesia* etwa so aufzufassen: 1. Bildung neuer Celluloselamellen durch Intussusceptionsvorgänge im Protoplasma als deren Endresultat eine zusammenhängende Cellulosehaut auftritt. 2. Periodische Wiederholung dieser Lamellenbildung und Aufschichtung solcher Lamellen zu einer mehr oder weniger dicken Zellhülle, welche durch innige Adhäsion der einzelnen Lamellen unter einander sich als ein scheinbar einheitliches Gebilde darbieten kann, ähnlich wie sich die Adhäsion zwischen zwei frisch geschnittenen Kautschukflächen, zwischen frisch polirten und aufeinander gepressten Bleiplatten oder weifsglühendem Eisen in Kohäsion eines einzigen Körpers überführen lässt.

Für diese Ansicht und gegen die Annahme einer chemischen Umwandlung des Protoplasmas selbst in Cellulosesubstanz spricht meiner Meinung nach auch die Bildung der Stärkekörner in den Chromatophoren. Wenn nämlich die einzelnen auf das Stärkekorn aufgelagerten Stärkelamellen [1]) aus dem Protoplasma selbst hervorgingen, so müsste doch durch die Assimilation zunächst vorher Protoplasma erzeugt werden, welches sich dann durch chemische Zersetzungen in die Stärkeschichten umwandeln müfste. Es geht aber aus allen Arbeiten, welche dem Vorgange der Assimilation gewidmet waren, auf das entschiedenste hervor, dafs das erste bislang sicher nachweisbare Produkt dieses Prozesses ein Kohlehydrat ist. Dieses müfste dann in Protoplasma erst umgewandelt und aus diesem dann das Kohlehydrat wieder zurückgebildet werden, falls man die an der Algenmembran mitgeteilten Beobachtungen als eine Umwandlung des Protoplasmas in Cellulose deuten wollte. Da erscheint doch der Vorgang der Einwanderung von Kohlehydratmolekülen an die Orte der Membranbildung natürlicher und wahrscheinlicher. Bei der Heranziehung des Stärkekörnerwachstums ist der Umstand natürlich ganz unwesentlich, dafs im einen Falle Cellulose, im andern Stärke das Produkt ist.

Man könnte sich andrerseits aber auch vorstellen, dafs die Grundmasse des zähflüssigen Protoplasmas aus Kohlehydraten bestehe, welche innig mit einer Lösung durchdrungen ist, die den Stickstoff, den Schwefel, den Phosphor, kurz alle jene Elemente enthält, die sich in

1) Ich nehme mit Schimper das Wachsthum der Stärkekörner als ein appositionelles an. Auch die Abflachung nahe zusammengedrängter Stärkekörner, bevor sie sich schon vollständig berühren, spricht gegen das Wachstum durch Intussusception, denn es wird nur dann verständlich, wenn man das in Lamellen zwischen den Stärkekörnern liegende und sich abflachende Protoplasma bei der appositionellen Bildung und deshalb der Form direkt mitwirken läfst. Es ist aber gar nicht einzusehen, warum runde und durch Intussusception (Teilung der gekrümmten Schichten) wachsende Körner eckig werden sollen, wenn sie durch ihre Vergröfserung näher zusammenrücken, ohne sich schon direkt zu berühren.

der groben Gesamtanalyse des Protoplasmas vorfinden und in demselben chemisch gebunden gedacht werden. Die mikrochemischen spezifischen Protoplasmareaktionen könnten von solchen physikalisch innig gebundenen Stoffen herrühren. Die Bildung der Zellwand wäre dann fast noch einfacher durch ein Auswandern der gelösten Eiweifsstoffe etc. aus der Grundsubstanz, also durch eine Entmischung, wie sie bei Emulsionen und Lösungen auftreten, zu erklären. Es könnte dabei noch der Fall vorliegen, dafs eine oder mehrere der stickstoffhaltigen Lösungen das Lösungsmittel für das Kohlehydrat abgäbe, nach dessen Verschwinden der feste Zustand einträte. Es würde diese Vorstellung allerdings weit von derjenigen abweichen, die man sich bisher von der hochcomplicirten Zusammensetzung des Protoplasmas gebildet hat. Ich wüfste mich aber keines Momentes zu erinnern, welches direkt einer solchen Annahme widerspräche. Dagegen könnte man zu derselben durch die, mit den Worten Schmitz' schon wiedergegebene Thatsache hingeführt werden, dafs nämlich in gewissen Zellen bei ihrer Verdickung das Protoplasma allmählich ganz schwindet. Die in demselben enthalten gewesenen Mengen Stickstoff, Schwefel u. a. können natürlich nicht als Elemente verschwinden, sie müssen also in Lösung ausgewandert sein, während das Kohlehydrat als Wandverdickung zurückbleibt.[1])

Es mufs exakten, mikroskopischen und chemischen Untersuchungen überlassen werden, in dieser Hinsicht den richtigen Weg zu zeigen. Die letztgenannte Annahme ist jedenfalls in Anbetracht der grofsen Zahl complicirter organischer Körper, die man im Protoplasma schon gefunden hat, als viel zu einfach anzusehen. In dem Gesamtprotoplasma kommen unstreitig eine grofse Menge Kohlenstoffverbindungen sehr verschiedener Konstitution vor, es schliefst dies aber den Grundgedanken immer noch nicht aus, dafs Kohlehydrate einen Hauptbestandteil des Protoplasmas bilden. Unsere Kenntnisse vom Mikrochemismus der lebenden Zelle sind noch so gering, dafs darüber etwas Exaktes noch gar nicht gesagt werden kann.

Die Thatsache, dafs bei der Erzeugung der enormen Masse von organischer Substanz in den Pflanzen, wie sie bei dem Assimilationsprozefs in Scene gesetzt wird, zunächst nur Kohlehydrate, nicht Eiweifskörper entstehen, scheint mir auch darauf hinzuweisen, dafs jene einen gröfseren Anteil an der Substanz des Lebensträgers (des Protoplasmas) ausmachen, als man dies bisher geglaubt; dafs nur ein kleinerer Teil derselben zu Eiweifs und allen den Verbindungen umgewandelt wird, die man im Protoplasma nachgewiesen hat.

Wie gesagt, steht dieses Feld der exakten Bearbeitung noch ganz offen und ohne weitere hypothetische Betrachtungen hier anstellen zu wollen, will ich nur das als sicher noch

---

1) Vergl. zu diesen Ausführungen das Seite 142 Gesagte „Es ist vielleicht gerade hier etc."

einmal hervorheben, dafs von einer „direkten Metamorphose“ von Protoplasma in Cellulose keine Rede sein kann. In einer späteren Abhandlung über den Sitz der Reizempfänglichkeit der Pflanzen in der „Hautschicht“ des Protoplasmas beabsichtige ich näher darauf einzugehen, wie durch die peripherische Membranbildung, verbunden mit der Reaktionsfähigkeit des Hautplasmas gegenüber äufseren (und inneren) Reizen die Gestaltung der Pflanzen durch die feste Membran und die gelegentlichen Gestaltveränderungen durch äufsere Einflüsse dem Verständnis näher gebracht werden, als dies durch die Intussusceptionstheorie geschah. Diese schrieb der leblosen Zellhülle ja geradezu ein eigenmächtiges Wachstum und damit eigene Gestaltungskräfte zu und führte so zu der Consequenz, die hauptsächlich Hofmeister[1]) gezogen hat, indem er die Reizempfänglichkeit der Pflanzen gegen Licht, Schwere etc. in die Membran selbst, statt in das lebende Protoplasma verlegte.

Nachdem durch die Experimente mit gefärbten Membranen von *Caulerpa*, *Bryopsis* und *Derbesien* das Dickenwachstum als Appositionswachstum sich zu erkennen gegeben und auch für das Längenwachstum das Gleiche wahrscheinlich geworden ist, mögen hier noch einige Membranbildungen erwähnt werden, wie sie an Pflänzchen aus dem freien Meere beobachtet wurden.

Nicht weit von dem fortwachsenden Scheitel der Bryopsis-Arten wachsen, nachdem die junge Hauptachse erst einmal eine gewisse Länge erreicht hat, in akropetaler Reihenfolge Seitenzweige, sogen. Fieder hervor, die etwa unter einem halben rechten Winkel von der Hauptaxe abstehen. Nachdem dieselben eine Zeit lang als Assimilationsorgane thätig waren, wandelt sich gelegentlich der protoplasmatische Inhalt in eine Menge kleiner Schwärmsporen um, nachdem der Inhalt des Fieders vorher durch einen callösen Pfropf oder durch Cellulosemembran von dem des Muttersprosses abgeschlossen wurde; der Abschlufs geschieht in sehr wechselnder Weise.[2]) Nach dem Ausschwärmen der Zoosporen aus einer in der Fieder-Membran entstehenden Öffnung fällt die leere zurückgelassene Cellulose-Hülle nach und nach der Zerstörung anheim und nur ein kleiner basaler Ringwall bleibt davon auf der Hauptachse zurück. Neben der Vermehrung durch Zoosporen dienen die Fieder auch, wie ich beobachten konnte, noch in andrer Weise der Fortpflanzung resp. Vermehrung der Pflänzchen.

---

1) Vergl. die Kapitel: Heliotropismus von Zellmembranen, Reizbarkeit von Zellmembranen u. a. in Hofmeister's „Lehre von der Pflanzenzelle“. Leipzig 1867.

2) Der Vorgang ist eingehend schon beschrieben von Pringsheim, Sitzungsber. d. Berl. Acad. 1871, 1872; und von Strasburger, Zellbildung und Zellteilung. 3. Aufl. pag. 223. Taf. XIII. Fig. 54—61.

Man sieht nicht selten, besonders an den Zimmerkulturpflanzen, dafs auch ohne Vorbereitungen zur Schwärmerbildung die Fiedern durch callöse oder membranöse Verschlufsmasse, die sich an der engen Verbindungsstelle mit dem Muttersprofs bildet, von diesem getrennt werden. Dann bilden sowohl Fieder, wie auch der Hauptsprofs über der Trennungsstelle eine zunächst dünne Membrankappe, die sich seitlich an die vorhandene Membran innen aufsetzt und nach und nach verstärkt wird. Das in dieser Weise selbständig gewordene Ästchen treibt dann aus der unteren Seite einen Wurzelschlauch, löst sich von der Mutterpflanze los und bildet ein neues Individuum (Fig. 21), welches nach einigem Umhertreiben schliefslich einmal Ruhe findet, um sich festzuwurzeln und weiterzuwachsen. An Pflanzen von *Bryopsis muscosa* sah ich diese Art der vegetativen Fortpflanzung am häufigsten und es waren da oft ein Dutzend Fieder gleichzeitig im Begriff, sich selbständig zu machen. Über dem kleinen aufgelagerten Stückchen Membran, welches im Hauptsprofs den Stumpf in der Regel wie ein Pflaster noch einmal abschliefst, lagern sich dann später oft noch die Verdickungsschichten des Sprosses und schliefsen das Stückchen Wundmembran zwischen sich und der alten Membran ein. Ein solches Bild, woraus die Apposition von Wundmembran und Verdickungsschicht unmittelbar einleuchtet, stellt Fig. 22 dar. Man sieht hier auch wieder deutlich, dafs die Verdickungsschichten da, wo sie nicht an schon vorhandene Membran angepreſst werden, als selbständige Membranen auftreten und so darauf hindeuten, dafs auch die Verdickungsschichten selbst als selbständige Gebilde entstanden sind, aber durch Verschmelzung mit schon vorgebildeten Schichten ihren Charakter zu verläugnen vermögen. Man hat deshalb in der That die selbständig verlaufenden Schichten als Neubildungen aufgefafst, die als etwas Besonderes mit den Verdickungsschichten nicht identifizirt wurden, wie es nach der Appositionstheorie geschehen mufs und das ganz offenbar mit Recht. Es ist damit natürlich nicht gesagt, dafs das selbständig erscheinende Stück der Membran mit der, an vorhandene Membran angesetzten Cellulose gleiche Dicke haben mufs. Das freie Stück kann durch lokalisirte Bildung von Celluloselamellen, wie sie unmittelbar beobachtet werden kann, bedeutend stärker werden — der umgekehrte Fall ist natürlich ebenso wenig ausgeschlossen, aber seltener. Die erwähnte Thatsache, dafs die freien Membranstücke meist stärker durch Kappen verdickt werden, als die anliegenden, sieht man häufig dann, wenn sich der Protoplasmaschlauch durch irgendwelche Einwirkungen eingeschnürt hat und an den von der Wand getrennten Stellen sich mit neuer Membran umhüllt. Findet dabei noch Verdickung der Gesammtmembran statt, so laufen manche Verdickungsschichten kontinuirlich über die alte und junge Membran hinweg, sind aber auf letzterer dicker, oder man findet auch aufser den gemeinsamen Schichten bei

der Behandlung mit Molybdänschwefelsäure noch besondere Membrankappen, die ausschliefslich die freie Membranstrecke verstärken und sich rasch auskeilen, sobald sie von dieser auf die ältere übertreten.

Jedenfalls ist die Bildung von Cellulose seitens des Protoplasmas nicht ein autonomer Vorgang an gewissen Stellen, sondern durch Reize mit veranlafst, denn es kann auch da, wo normaler Weise keine Cellulose mehr entsteht noch einmal zu der Bildung solcher kommen, wenn ein Reiz dazu sich einstellt, das Protoplasma zum Beispiel von Zellmembran entblöfst wird. Nägeli gab in der Zeitschrift für wissensch. Botanik 1844 Taf. I schon Abbildungen, welche diese Verhältnisse illustriren.

Die Bildung von Membrankappen, die sich auskeilend auf die Innenwand der alten Membran apponiren und mit ihr verschweifst werden, eine Erscheinung, die sich normaler Weise bei dem Spitzenwachsthum beobachten läfst, tritt auch bei künstlichen Verletzungen von Syphoneen-Sprossen ganz regelmäfsig ein. Wird ein Derbesia-Faden zum Beispiel durch einen Querschnitt in zwei Stücke zerlegt, so schnurrt die Membran zunächst plötzlich wie ein ausgezogenes und dann losgelassenes Gummiband zusammen. (Hält man einige unverletzte Derbsien zwischen Daumen und Zeigefinger und schneidet dieselben mit einer scharfen Scheere durch, so verspürt man den Ruck in den Fingern und fühlt, wie die Fäden zugleich dünner und schlaff werden. Schon aus dieser auffallenden Erscheinung lässt sich schliessen, wie sehr die Membranen durch den Turgor gespannt und gedehnt sind).

Während sich dann nach der Verletzung der Protoplasmaschlauch langsam an der Wand zurückzieht (zurückfliefst) quellen aus dem Zellsafte eigentümliche Körper hervor, deren Natur und Eigenschaften hier eine kurze Besprechung finden mögen. Die ausgestofsenen Körper sind Kugeln und fadenförmige, an gequollene Protoplasmafäden erinnernde Gebilde, die an der unverletzten Pflanze im Zellsafte suspendirt sind.

Die Kugeln, die sich in viel geringerer Zahl als die Fäden vorfinden sind von wechselnder Grösse, ihr Durchmesser meist gröfser als die Länge der Chlorophyllkörper und meist von homogener Beschaffenheit, wasserhell. Die äufserste Kugelschale besitzt ein etwas stärkeres Lichtbrechungsvermögen als die innere Kugel. Zuweilen findet man Kugeln, welche in radialer Richtung eingelagert körnige Einschlüsse von spindelförmiger Gestalt besitzen (Fig. 23). Die Kugeln, welche während der Wintermonate von November bis März an Derbesien, besonders grofs in D. Lamourouxii gefunden wurden, bestehen ihren Reaktionen nach aus eiweifsartiger Substanz. Sie röten sich bei der Behandlung mit Zucker und

Schwefelsäure, bieten auch mit dem Millon'schen Reagens Eiweifsreaktion dar und nehmen Farbstoffe sehr begierig auf. Es sind wohl eiweissartige Reservestoffe, wie solche nicht selten zur späteren Verwendung während der Fruktifikation gespeichert werden und meist im Zellsaft zur Ausscheidung kommen. Ihre Substanz ist weich und in Seewasser etwas quellend. Durch diese Eigenschaften bleiben die Kugeln an der Wundfläche sehr leicht hängen, verkleben mit einander und halten die zwischen ihnen durchkommenden fadenartigen Gebilde auf, so dafs sich in kurzer Zeit aus diesen beiden Inhaltskörpern ein vorläufiger Wundverschlufs in Gestalt eines Eiweifs-Pfropfes bildet. (Fig. 24.) Die langspindelförmigen fadenartigen Gebilde beanspruchen aus sogleich mitzuteilenden Gründen ein noch höheres Interesse. Sie sind ihren Reaktionen nach ebenfalls eiweifsartige Körper, die eine feine Körnelung ihrer Substanz erkennen lassen und wie gesagt an aufgequollene Protoplasmafäden erinnern. Sie liegen frei beweglich im Zellsaft, bewegen sich mit demselben bei lokalem Druck auf die Zellschläuche, und „krystallisiren", so weit ich es feststellen konnte, in der Nähe der fortwachsenden Spitze aus. Man bemerkt da nämlich zunächst kleine Nädelchen, denen sich andere bald seitlich aufsetzen; dann verschwindet die scharfe geradlinige Contour derselben, sie scheinen zu quellen, werden verlängert, verbiegen sich und machen schliefslich den Eindruck, als ob sie losgelöste und in Verquellung begriffene Protoplasmastränge seien, die einmal den Zellsaft durchsetzt hätten. (Fig. 25.) Diese Schlieren haben eine merkwürdige optische Eigenschaft; sie reflektiren sehr stark blaues oder hellblaugrünes Licht. Ein mit solchen Schlieren angefüllter Zellschlauch der *Derbesia* schimmert durch das Grün der Chlorophyllkörper hindurch prachtvoll blau oder hellgrün. Dieser Schimmer ist nicht gleichmäfsig über die Pflanze vertheilt, sondern an manchen Stellen sehr intensiv, an andern fast verschwindend bei ganz zufälliger Vertheilung der leuchtenden und nichtleuchtenden Stellen. Mikroskopisch betrachtet finden sich an den hell leuchtenden Stellen ganze Klumpen der Eiweifsfäden angehäuft, an den nicht leuchtenden kaum einige wenige zerstreut oder auch gar keine. Blendet man das Licht vom Spiegel des Mikroskopes ab und beobachtet bei auffallendem Lichte und schwacher Vergröfserung, so findet man jeden einzelnen Faden mit scharfem Umrifs in blaugrünem Lichte leuchtend. Die ganzen leuchtenden Massen sieht man sich mit dem Zellsafte hin und her bewegen, sobald man einseitig die Zellschläuche drückt. An noch jungen Derbesien-Rasen fand ich im offenen Meer die leuchtenden Massen öfters dicht am Scheitel zusammengedrängt.

Ähnliche, Eiweifs-Reaktionen zeigende Schlieren kommen auch bei *Bryopsis* vor, wo sie ebenfalls in blaugrünem Lichte leuchten.

Das Irisiren ist eine bei Seealgen überhaupt nicht seltene Erscheinung. Kny[1]) und Berthold[2]) haben dasselbe schon näher studirt und von Berthold wurden die leuchtenden Körper, von denen das Irisiren oft ausgeht, eingehender untersucht und beschrieben. Es sind eiweifsartige Körper, die sich zwischen der Zellwand und dem Protoplasmakörper, oder in den äufsersten Schichten des Protoplasmas selbst aufserhalb der Chromatophoren vorfinden. Berthold fafst sie auf Grund seiner Experimente als Schutzeinrichtung gegen zu intensives Licht auf. Ein Schutzbedürfnis in dieser Richtung liegt für viele marine Algen unzeifelhaft vor, wie auch aus noch anderen Schutzeinrichtungen z. B. dichter Behaarung geschlossen werden muss. Bei den irisirenden „Lichtschirmen" ist es natürlich wesentlich, dafs sie, die zu starkes Licht durch Reflexion abschwächen sollen, in peripherischen Zellen direkt unter der Membran, jedenfalls aber über den zu schützenden Theilen liegen. Dies ist nach Berthold in der That der Fall. Demgegenüber ist es gewifs von Interesse, dafs bei Derbsien und Bryopsis analoge Körper mit den gleichen optischen Eigenschaften im Innern der Zellen auftreten, wo sie das peripherische Protoplasma mit seinen Chromotophoren natürlich nicht gegen Licht schützen können, sondern die beleuchtete Seite durch den Reflex nur noch intensiver belichten. Berthold hat das Leuchten der Bryopsispflänzchen auch schon beobachtet und beschrieben, sucht dessen Ursache aber, da er dasfelbe ebenfalls als Lichtschutz-Vorrichtung deutet, logischer Weise in der äufseren Protoplasmaschicht, die kleine stäbchenartige Gebilde mit torulösen Auftreibungen in grofser Zahl enthält. Diese Stäbchen sollen das Leuchten verursachen; die fadenartigen Gebilde werden zwar auch kurz erwähnt, aber als unwesentlich rasch übergangen. Die von Berthold beschriebenen Gebilde fand ich seiner Beschreibung entsprechend auch in grofser Zahl vor, konnte mich aber von ihrem Leuchten nicht recht überzeugen; dasselbe verschwindet jedenfalls gegenüber dem von den Fäden reflektirten Lichte vollständig. Wird ein leuchtender Schlauch von *Derbesia* oder *Bryopsis* unterm Mikroskop bei auffallendem Lichte verletzt, so sieht man die blaugrünschillernden Fäden aus der Wunde hervorkommen sich zu leuchtenden Massen vor derselben ansammeln, den Schlauch aber dunkel werden. Die angesammelte Masse erscheint dem blosen Auge schon in lebhaft blauer oder blaugrüner oder weifslichgrüner Farbe, besonders wenn sie über dunkle Gegenstände gehalten wird. Bei durchfallendem Lichte erscheinen die Fäden in gröfseren Massen vereinigt schwach schmutzig-rosafarben. In Seewasser verändert sich die Farbe des reflektirten

1) Kny, Monatsberichte der Akademie der Wissenschaften zu Berlin. Juni 1870.

2) G. Berthold, Beiträge zur Morphologie und Physiologie der Meeresalgen. Pringsh. Jahrb. für wiss. Botanik. Bd. XIII. Heft 4.

Lichtes nach und nach, sie geht von blau über in blaugrün, weifs und verschwindet danach ganz.

Da diese leuchtenden Massen, wie erwähnt, im Innern der Zellen keinen Lichtschutz abgeben können, so mufs man sich die eigentümlichen „Lichtschirme“ vieler Algen phylogenetisch wohl so entstanden denken, dafs die erwähnten optischen Eigenschaften eiweifsartiger Ausscheidungen in speziellen Fällen durch zweckentsprechende Anordnung in der Pflanze, durch Ausscheidung in der Peripherie der Zellen dem Lichtschutze dienstbar gemacht wurden, nicht aber, dafs jene optischen Eigenschaften für den Lichtschutz erworben wurden.

Nicht jegliches Irisiren von Seepflanzen kommt von solchen Körpern her, es kann auch durch andre Ursachen erzeugt sein; so z. B. von den Kutikularschichten, welche die „Farben dünner Plättchen“ zeigen können. Besonders deutlich ist dieser Fall des Irisirens bei den Valonien, z. B. *Valonia macrocarpa* zu finden. Die grofsen blasigen Körper dieser Pflanzen schimmern oft sehr lebhaft in den Regenbogenfarben. Bricht man aber von einer grünen Blase einen Seitensprofs ab, so zeigt die Anwachsstelle, welcher die Cuticula fehlt, kein Farbenspiel. Da man beim Abbrechen des Seitensprosses oft noch ganze Fetzen der den Hauptsprofs überziehenden Cuticula wegnimmt, so kann man sich leicht davon überzeugen, dafs das Irisiren nur von dieser ausgeht.

Doch kehren wir zum Ausgangspunkt für diese Betrachtungen, zu der Wundverschlufsbildung zurück, so haben wir schon gesehen, dafs der vorläufige Abschlufs nach aufsen oft durch die quellenden Kugeln und die sich zwischen ihnen stauenden Schlieren erfolgt. Der offene Protoplasmaschlauch, der sich eine Strecke weit von der Wunde zurückgezogen hat, neigt darauf seine Ränder nach innen zusammen, schliefst sich wieder und rückt durch erneute Wasseraufnahme in sein Inneres gegen den Wundrand vor, den Verschlufspropf zusammenpressend, oder ihn an der oder jener Stelle durchbrechend und halbkugelig nach aufsen tretend. Meist kommt er an dem Propf zur Ruhe und bildet dann nach kurzer Zeit eine dünne Membrankappe, die sich seitlich dicht an die innere Membrancylinderfläche anlegt und trotz ihrer Dünne schon sehr fest halten mufs, denn man sieht alsbald den bei der Verletzung geschnurrten Schlauch durch den zunehmenden Turgor stark gedehnt werden, ohne dafs die Verbindung der dünnen Membran-Ränder mit der alten Membran zerstört wird. Man findet zwischen den beiden, ganz augenscheinlich mechanisch einander aufgesetzten Schichtenkomplexen eine innige Vereinigung vor, so dafs der Turgor nicht eine blose Adhäsion beider zu überwinden hätte, sondern geradezu die Zugfestigkeit der Cellulose selbst. Es tritt uns bei der Wundmembranbildung demnach wieder eine Neubildung von Membran entgegen, die

teilweise freiliegend sich als solche ohne weiteres erkennen läfst, teilweise aber als Verdickungsschicht mit der alten Membran verbunden ist, an allen Stellen aber der gleichen Bildungsweise ihre Entstehung verdankt. Wenn der Protoplasmaschlauch dagegen nicht vor dem Pfropf zur Ruhe kommt, sondern in unregelmäfsigen Formen zwischen den Kugeln und Fäden eindringt, so entsteht keine glatte Membrankuppe, sondern die unregelmäfsigsten und phantastischsten Membrangebilde, indem sich die Form des vordringenden Protoplasmas durch Membranbildung auf seiner Oberfläche fixirt. Einen solchen unregelmäfsigen Membran-Verschlufs zeigt die Figur 26 von *Derbesia Lamourouxii*. Auch an plasmolysirten Schläuchen treten ähnliche, oft in einander geschachtelte Systeme von eigenartig geformten Membrangenerationen auf. (Fig. 27.)

Bisher wurden nur Membranlamellen betrachtet, welche auf der Oberfläche des Protoplasmakörpers entstanden. Es treten aber auch Membranen, zumeist von erheblicher Dicke im Innern desselben auf, indem bei Derbesien und Bryopsis gelegentlich die Bildung von Scheidewänden von sog. Diaphragmen oder auch von faserartigen Gebilden zu beobachten ist. Insoweit die Diaphragmen aus Cellulose bestehen, die anfangs freilich etwas andere Eigenschaften besitzen kann, als die auf der Aufsenseite des Protoplasmakörpers entstehende, liegt kein Grund vor, dieselben mit einem besonderen Namen zu belegen, sie sollen einfach als Scheidewände angeführt werden. Ihre Bildung ist, je nachdem sie in dichteren Protoplasmaanhäufungen entstehen, oder dort, wo das Protoplasma nur einen wandständigen Belag bildet, verschieden; im ersten Falle simultan, im zweiten succedan in Form eines sich mehr und mehr zuschnürenden Ringes. Bei der simultanen Entstehungsweise scheint sofort eine derbe Wand sich aus dem Protoplasma zu differenziren, man beobachtet wenigstens nichts, was auf eine Addition einzelner dünner Lamellen schliefsen liefse. Auch bei der Schliefsung des Ringes ist keine Schichtenbildung zu erkennen. Wahrscheinlich wird aber doch der Ring durch Apposition neuer Membranschichten auf den inneren Umkreis geschlossen, während die Bildung der simultanen Wand auf der Entmischung von Kohlehydrat und Protoplasma in ihrem nachträglichen ganzen Umfange zu beruhen scheint. Dasselbe ist augenscheinlich der Fall bei der Bildung von balkenartigen Cellulosefasern, die gelegentlich an Exemplaren auftreten, welche in ihrer normalen Entwickelung einmal gestört worden sind. (Fig. 28 u. 29.) Diese Balken treten zunächst als Protoplasmastränge auf, die sich langsam zu den ersteren umbilden. (Die Balken von *Caulerpa* werden dagegen als äufserst dünne Fädchen angelegt und durch Lamellen nachträglich verdickt.)

Zu bemerken ist noch, dafs bei allen den genannten Neubildungen von Membran die

Zellenkerne selbst keine Rolle spielen. Es geht im Gegenteil aus der Vergleichung der Scheidewandbildung bei *Spirogyra* mit der von *Cladophora* zum Beispiel sehr klar hervor, dafs die Kernteilung bei der Teilung und Scheidewandbildung einkerniger Zellen nur zeitlich mit der Scheidewandbildung coincidirt resp. ihr vorangeht. Es mufs eben jede der Tochterzellen ihren Kern erhalten, der einzige vorhandene sich deswegen teilen; da aber der Teilungsvorgang eines so sehr differenzirten Körpers, wie ihn der Zellkern repräsentirt, eine längere Zeit erfordert, als die Bildung der Wand, so wird die Kernteilung eben früher eingeleitet, zumal sie ja auch in der Hauptsache vollendet sein mufs, wenn die Scheidewand auftritt. Demgemäfs sehen wir in der einkernigen Spirogyra-Zelle vor der Membranbildung die Kernteilung sich vollziehen, während die in ganz gleicher Weise sich succedan bildende Scheidewand in dem vielkernigen Protoplasmakörper der *Cladophora* weder das Verhalten der Zellkerne beeinflufst, noch durch diese beeinflufst wird. Es geht aus dem Vergleich dieser beiden Objekte besonders klar hervor, dafs es sich bei dem typischen Vorgang der Zellteilung bei höheren Pflanzen um „eine Coincidenz zweier Vorgänge handelt, die in anderen Fällen getrennt auftreten können". (Sachs)[1]).

Neben den erwähnten Arten von *Derbesia, Bryopsis* und *Caulerpa prolifera* wurden zu Färbeversuchen noch verwandt einige weitere *Siphoneen, Codium tomentosum* Ag. und *C. Bursa* Ag., *Dasycladus clavaeformis* Ag. und *Udotea cyathiformis* Decaisne, die sich jedoch wegen der Verfilzung der Zellfäden nicht besonders zu Färbungen eignen. Von anderen Meeresalgen wurden noch verwandt verschiedene *Cladophoren* und *Polysiphonia variegata* Ag. Es wurden bei diesen jedoch keine so genauen Messungen und Nebenuntersuchungen vorgenommen, wie bei Derbesien und Bryopsis; Zweck der Versuche war hier lediglich nachzusehen, ob die Membranvergröfserung dieser Pflanzen wesentlich in derselben Weise zu Stande kommt, wie sie bei *Bryopsis* und *Derbesia* sich offenbart hatte.

Alle die genannten Pflanzen zeigten einige Tage oder Wochen nach ihrer Färbung mit Berliner-Blau dieselben charakteristischen blauweifsen Appositionsbilder, sowohl bei der Dickenzunahme als der Verlängerung. Soviel sich daraus schliefsen läfst, stimmt demnach die Vergröfserung und Verdickung der Zellhüllen mit der näher untersuchten bei Derbesien etc. überein. Von besonderem Interesse war bei *Cladophora* neben dem Spitzenwachstum der Ausbruch von Ästen, welche mit heller ungefärbter Membran aus der stark gedehnten, ausgestülpten blauen der Mutterzelle hervorkommen. Ähnlich verhielten sich die Rhizoiden der *Polysiphonia.* Dieselben brachen vollkommen farblos aus den blauen Membranschichten der

1) J. Sachs. Vorlesungen über Pflanzenphysiologie. Leipzig 1882. Seite 127.

Rindenzellen hervor und gaben bei ihrer grofsen Zahl auch anschauliche Entwickelungsbilder des ganzen Vorganges. *Polysiphonia* ist aufserdem ein etwas empfindliches Objekt, auch deshalb nicht zu genaueren Beobachtungen verwendbar, weil bei der Regenerirung des Blaues die verdünnte Säure schon in kurzer Zeit ein Aufquellen der Membran hervorruft.

Die eigentümliche Art des intercalaren Wachstums vieler Algen, welches ganz augenscheinlich durch Dehnung und durch nachfolgende Apposition neuer Lamellen stattfindet, wurde kürzlich von Berthold[1]) beobachtet und sehr anschaulich beschrieben und abgebildet.

Wenn nun die Verdickung und Verlängerung der Membran bei *Derbesia* und *Bryopsis* durch Neubildung und Apposition dünner Membranlamellen (in Verbindung mit der Dehnung derselben) als erwiesen, bei den andern beobachteten Algen als wahrscheinlich anzunehmen ist, so darf daraus natürlich keine Folgerung auf Membranen andrer Pflanzen gezogen werden; die Resultate berechtigen nicht im geringsten zu einer Verallgemeinerung. Es mufs vielmehr in jedem einzelnen Fall durch das Experiment oder unzweideutige Beobachtungen die Art der Substanz-Zunahme der Membran festgestellt werden. Nach den genauen Untersuchungen von Crüger an Zellen höherer Pflanzen und nach denen andrer Autoren vor der Zeit der „Stärkekörner", weiterhin aus den neueren Untersuchungen von Schmitz, Schimper, Strasburger, Schmidt[2]) und Schenck[3]) ist es aber wahrscheinlich, dafs das Appositionswachstum im Pflanzenreich eine allgemeine Verbreitung besitzt, während für das Intussusceptionswachstum eigentlich keine zwingenden Beweise mehr vorliegen. Ich denke dabei natürlich nur an ein echtes Intussusceptionswachstum in dem Sinne, in welchem es Nägeli gemeint hat, nämlich, dafs neue gleichwertige Cellulosepartikelchen zwischen die alten eingelagert werden.[4])

Einlagerungen andrer Natur werden ja zweifellos häufig, fast regelmäfsig, in die Zellhaut eingeführt, und diese können, wie ja auch Wasser, je nach der Veränderung, welche sie mit der Cellulose vornehmen, deren Volumen unter Umständen mehr oder weniger vergröfsern, wie es z. B. auch bei der Cuticularisirung der Fall ist. — Die nachträglichen Veränderungen der Cellulose, wie sie sich in den allgemeinen Erscheinungen der Verkorkung und der Verholzung unter anderem zeigen, sind höchst wahrscheinlich durch nachträgliche Einwanderungen gewisser Stoffe in die Membran zu erklären; verschiedene Membranschichten

---

1) G. Berthold. Studien über Protoplasmamechanik. Leipzig 1886. Seite 275. (Taf. V u VII.)

2) Schmidt, E. In Strasburger: Über Bau und Wachstum der Zellhäute. 1882. pag. 139—143.

3) l. c.

4) Dies müfste, wenn eine Volumzunahme der Membran ohne Beteiligung von Apposition stattfindet, immer erst bewiesen werden.

werden von vorn herein schon eine gröfsere Affinität zu dieser oder jener Imprägnirungsmasse haben, die, wenn auch selbst in geringer Quantität vorhanden, in der Cellulose doch verhältnismäfsig weitgehende Eigenschaftsveränderungen erzeugen kann, wie es die Technik mit der Cellulose zum Teil ja auch schon fertig bringt. Sobald Veränderungen in der prozentischen Zusammensetzung der Zellhaut-Elemente eintritt, mufs es sich schon eo ipso um eine Ab- oder Zufuhr anders zusammengesetzter Stoffe handeln, denn die Cellulose kann sich nicht in sich selbst so umwandeln, dafs Schwankungen im Prozentgehalt der Elemente auftreten. Die Abfuhr von Stoffen bei der Umwandlung ist im höchsten Grade unwahrscheinlich, da gar keine Beobachtungen auf Ausscheidungen bei der Umwandlung vorliegen; die Zufuhr ist dagegen dadurch bewiesen, dafs verholzten oder cuticularisirten Membranen durch geeignete Behandlung die Stoffe entzogen werden können, welche die Umwandlung hervorbrachten, so dafs Cellulose von der ursprünglichen Zusammensetzung zurückbleibt. Da mit der Rückverwandlung in reine Cellulose gewöhnlich auch ein ziemlich grofser Substanzverlust eintritt, so wird die eingedrungene Masse auch einen Teil der Cellulose chemisch verändert haben müssen.

Nach den Erörterungen über die Art des Wachstums der Membranen mögen noch einige Bemerkungen über die nächsten Vorbedingungen, speziell des Längenwachstums, zugefügt werden, die sich auf den Zusammenhang desselben mit dem Turgor beziehen. Sachs[1]) und de Vries[2]) haben bekanntlich durch exakte Versuche nachgewiesen, dafs das Längen- resp. Flächen- und Spitzenwachstum in dem Mafse von dem Turgor der Zellen abhängig ist, dafs ohne letzteren das erstere nicht eintreten kann. Sachs und de Vries haben diese experimentell gewonnene Erfahrung mit der damals noch alleinherrschenden Intussusceptionstheorie so in Einklang zu bringen versucht, dafs sie sich sagten, eine Einlagerung neuer Cellulosemicelle zwischen die schon vorhandenen der Zellwand sei nur dann in der Längsrichtung möglich, wenn durch eine gewisse Dehnung der Platz zum Eindringen der membranogenen Stoffe geschaffen würde. Sehen wir nun zu, wie sich die exakte Erfahrung mit dem Längenwachstum verträgt, wenn dasselbe, statt durch Intussusception, in Verbindung mit Apposition erreicht werden soll. Da leuchtet es denn ganz von selbst ein, dafs ohne Turgor kein Längen-, kein Spitzen- und Flächenwachstum denkbar ist. Der innere hydrostatische Druck ist ja das notwendige mechanische Moment, welches die Dehnung und die eventuelle Durchbrechung der gebildeten Membranschichten veranlafst. Die Abhängig-

1) Sachs. Lehrbuch der Botanik. 4. Auflage. 1874. (Drittes Buch § 14!)

2) de Vries. Untersuchungen über die mechanischen Ursachen der Zellstreckung. Leipzig 1877.

keit des Flächenwachstums vom Turgor, welche für die Intussusceptionstheorie a priori kein gerade notwendiges Postulat war, ist es für die Appositionstheorie in dem Maſse, daſs man das Appositionswachstum dabei kategorisch in Abrede stellen muſs, wenn eine Zelle ohne jeglichen Turgor Flächen- oder Spitzenwachstum zeigt. Der von Sachs und de Vries aufgedeckte Thatbestand, welcher die hier behandelte Frage vom Wachstum der Membran also auf das Innigste berührt, ist in neuerer Zeit durch Krabbe[1]) in Bezug auf die Gefäſsbildung in der cambialen Zone, und daraufhin auch prinzipiell, in Abrede gestellt worden. Krabbe schlieſst aus mikroskopischen Beobachtungen am Cambialgewebe, daſs das Wachstum der Zellhaut ein aktives, selbständiges, wenigstens vom Turgor unabhängiges sei. Die von de Vries erhaltenen Versuchsresultate werden von Krabbe so gedeutet, daſs von einem Wachstum bei dessen Experimenten deshalb keine Rede sein könne, weil der Protoplasmaschlauch dabei der Zellwand nicht anliege und dieselbe daher auch nicht ernähren werde. Diese Deutung kann selbstverständlich aber nur gelten für die Versuche, in denen das Wachstum durch weitgetriebene Plasmolyse sistirt worden war. Sie kann gar nicht in Betracht kommen bei Zellen, denen nur ein Teil des hydrostatischen Drucks genommen ist, z. B. welkender oder vor dem Welken stehender Pflanzenteile. Diese wachsen nicht mehr, trotzdem das Protoplasma mit der Zellwand noch in Berührung ist, nur weil der nötige hydrostatische Druck fehlt. — Der Versuch Krabbe's, sich mit den Thatsachen anders abzufinden, kann also nicht durchgeführt werden. Aber auch die positiven Angaben, welche Krabbe für seine Anschauung mitteilt, sind, wie sich sofort ergeben wird, gar nicht im Stande, die Abhängigkeit des Wachstums von der Turgescenz in Frage zu stellen. Im Interesse der hier vertretenen Appositionstheorie muſs etwas näher auf die von Krabbe berührten Verhältnisse eingegangen werden, um so mehr, als noch von keiner anderen Seite die daran geknüpften Deduktionen, welche doch von so groſsem Einfluſs auf eine prinzipielle Frage der Pflanzenphysiologie sind, einer kritischen Beurteilung unterzogen worden sind.

Der von Krabbe beobachtete und zu den erwähnten Schlüssen hauptsächlich benutzte Thatbestand ist der, daſs bei der Bildung von Gefäſsen in der Cambialregion die Wandungen der angrenzenden jungen Holzzellen oft in das Lumen der groſsen gefäſsbildenden Zellen vorgewölbt sind. Lediglich aus diesem Befund wird dann die erwähnte Folgerung abgeleitet, indem darauf hingewiesen wird, daſs die gefäſsbildende Zelle trotz schwächeren Turgors ein stärkeres Wachstum, als die umgebenden Zellen aufweist. — Man muſs nun zunächst das eine

1) G. Krabbe. Das gleitende Wachstum bei der Gewebebildung der Gefäſspflanzen. Berlin 1886.

bedenken, dafs bei der Feststellung des Thatbestandes selbst, Fehlerquellen nicht ganz ausgeschlossen sind. Es kann bei der Präparation des Materials der höhere Turgor in den Gefäfszellen früher herabgesetzt werden, als in den umliegenden Holzzellen und das Einspringen der Grenzwände in die ersteren so erst nachträglich stattgefunden haben, ein Umstand, den sich auch Krabbe nicht verhehlt, den er aber ausgeschlossen betrachtet, „wenn die Schnitte dick genug gemacht und vorsichtig behandelt werden.“ Aber selbst wenn man durch geeignete Beobachtungsmethoden diese Fehlerquelle ganz ausgeschlossen hätte, und sich die beredete Erscheinung als im Leben so bestehend nachweisen liefse, berechtigt sie noch nicht zu den Schlüssen, die Krabbe daraus gezogen hat.

Biegsame weiche Membranen vorausgesetzt, (und solche liegen ja in den jüngsten Gewebeteilen zweifellos vor) geht aus einer Vorwölbung der Holzzellmembranen in das Gefäfslumen jedenfalls das sicher hervor, dafs in der gefäfsbildenden Zelle ein geringerer Druck herrscht, als in der Zelle mit convexen Wänden. Es fragt sich aber jetzt: müssen zwei gesonderte Zellen nach der Sachs—de Vries'schen Theorie in ihrem Wachstum eine Proportionalität mit ihrem Turgor aufweisen? Von der Berechtigung dieser Voraussetzung hängt aber die ganze Berechtigung zu den von Krabbe gegen die Turgor-Bedeutung geltend gemachten Schlüssen ab. Es ist aber ganz ohne weiteres klar, dafs es bei der Volumvergröfserung durch Turgor nicht nur auf diesen ankommt, sondern auch auf die Eigenschaften der Wandung, in welcher der hydrostatische Druck wirksam ist. Bei einem gewissen inneren Überdruck wird sich eine Schweinsblase nur weniger vergröfsern, als eine Kautschukblase. Zwei Pflanzenzellen mit ganz gleichem Turgor werden deshalb eine ganz verschiedene Ausdehnung aufweisen können, wenn ihre Wandungen verschiedene Festigkeit und Elasticität besitzen, oder aber bei gleichen mechanischen Eigenschaften verschiedene Dicke. Da es nun erfahrungsgemäfs beim Wachstum auf eine vorherige Dehnung ankommt, so wird sich eine Zelle mit geringerem Turgor stärker vergröfsern können, als eine andere mit höherem Turgor, wenn nur die äufseren Widerstände, die bei der Ausdehnung zu überwinden sind und die in erster Linie von der Beschaffenheit der Membran abhängen, in der Zelle mit geringerem Turgor entsprechend geringer sind. Wir müssen also für die Wandung der jungen Gefäfszelle andre mechanische Eigenschaften annehmen, als für die der umgebenden Holzzellen.[1]) Zu diesem Schlusse müssen die beobachteten Thatsachen des verschiedenen Wachstums von Holz- und Gefäfszellen meiner

1) Dafs in dem jungen Gewebe jede Zelle schon ihre eigene Membran besitzen mufs, geht aus den Zellenverschiebungen, die Krabbe beobachtete, ebenso hervor, wie aus unseren Betrachtungen. (Bei den

Ansicht nach notgedrungen zunächst führen. Krabbe scheint diesen nächstliegenden Schluſs gar nicht berücksichtigt zu haben, denn seine Prämisse, es wäre ganz willkürlich eine ungleiche Dehnbarkeit der verschiedenen Zellmembranen, speziell der Gefäſswände anzunehmen, bezieht sich zunächst nur auf die verschiedenen (Radial- und Tangential-) Wände einer und derselben Zelle. Wollte man die Prämisse auf die Wände verschiedener Zellen ausdehnen, so wäre dies offenbar ganz willkürlich. Eine thatsächliche Differenz zwischen den Holz- und Gefäſszellen muſs ja notwendig vorliegen, sonst würde eben die Ausbildung keine so verschiedene sein, und ich halte es für das Natürlichste, diese Differenz da zu suchen, wo sie am nächsten liegt, und wobei sich die Erscheinungen mit exakten Versuchsergebnissen, wie sie über Flächenwachstum und Turgor vorliegen, sehr gut in Einklang bringen lassen. Dieser Einklang gibt dem hier gezogenen Schluſs unstreitig eine grössere Berechtigung, als sie eine Prämisse besitzen würde, die durch nichts gestützt, zu neuen und dunklen Vorstellungen führen würde. (Vergl. Krabbe pag. 74 oben.) Neben dem Widerstande der Membran selbst kommt es auch auf den der weiteren Umgebung an. Wie die Verhältnisse sich unter dem Einflusse dieser gestalten, kann man sich an einem Behälter mit Seifenschaum wohl am besten verdeutlichen. Die einzelnen Blasen, die von gleicher Gröſse seien, grenzen im Innern des Schaumgewebes mit ebenen Flächen aneinander. In dieses Schaumgewebe kann man leicht einen mit Seifenwasser benetzten Strohhalm von auſsen einführen und einer einzelnen Blase dadurch mehr Luft zuführen. Es entsteht dadurch in der Blase momentan ein höherer Druck, der zunächst die Grenzflächen in die umgebenden Blasen ein wenig einbiegt, dann aber vergröſsert sich die Blase, indem sie ganz so, wie es ein junges Gefäſs im Cambialgewebe macht, sich zwischen die anderen Blasen keilförmig eindrängt, also in der Richtung des geringsten Widerstandes wächst.[1]) Während nun die Blase durch fortdauernde Zuführung von Luft sich weiter vergröſsert, sieht man, wie die Trennungslamellen zwischen

---

dynamischen Erscheinungen eines ächten Schaumgewebes kommt es dagegen nur auf die Krümmung bei sonst gleichartiger Beschaffenheit der Wandung an.)

Berthold l. c. pag. 269 schlieſst aus der polycentrischen Symmetrie des Protoplasmas in den Gefäſszellen, daſs deren Membranen weniger widerstandsfähig werden, als die der benachbarten Holzzellen.

1) Wie Krabbe (pag. 71) richtig bemerkt, ist in der weichen Zone cambialen Zuwachses der hydrostatische Druck, so weit er durch die Rindenspannung veranlasst ist, von allen Seiten derselbe, sowohl in radialer, als in tangentialer Richtung. Damit ist aber noch nicht gesagt, daſs die Widerstände, die sich einer sich vergröſsernden Zelle innerhalb der Cambialregion entgegenstellen, ebenfalls nach allen Seiten dieselben seien. Eine solche Zelle befindet sich eben in ganz anderen Verhältnissen, als eine einzelne Zelle in einer Flüſsigkeit; sie ist von anderen, durch feste Membranen umschlossene Zellen umgeben, die jede in sich eine besondere Turgorkraft entwickeln. Von dem gegenseitigen Verhältnis dieser Turgorkräfte (und den Widerständen)

ihrem Luftraum und dem der umgebenden Blasen in die grofse wachsende Blase eingewölbt sind, dafs also trotz der Vergröfserung in der grofsen Blase ein schwächerer Druck herrschen mufs. Die kleinen angrenzenden Blasen vergröfsern sich aber trotz ihres stärkeren Innendruckes nicht gegenüber der grofsen, weil sie durch einen stärkeren Gegendruck ihrer Wand, welcher bei Flüssigkeitshäutchen bekanntlich dem Krümmungsradius umgekehrt proportional ist, davon zurückgehalten werden. Es liegt also hier der eklatante Fall in Wirklichkeit vor, dafs eine Luftzelle unter geringerem „Turgor" stärker „wächst" als die umgebenden Zellen mit höherem Turgor, wobei wir als Ursache davon den Gegendruck der Wandung erkennen. Was in diesem Beispiele die Oberflächenspannung des Flüssigkeitshäutchens bewirkt, das macht, auf Zellwände übertragen, deren verschiedene Festigkeit und Elasticität aus, so dafs der Vergleich mit dem Seifenschaum in seinen Consequenzen wohl herbeigezogen werden kann, wenn auch, was ich nachdrücklich betonen möchte, ein aus leicht verschiebbaren Teilchen zusammengesetztes und nur mit Oberflächenspannung begabtes Flüssigkeitshäutchen sonst durchaus nicht mit einer Cellulosemembran in Parallele gestellt werden darf, da letztere auch in jugendlichem Zustande ganz andere Eigenschaften aufweist und die Verhältnisse sich dabei ganz anders compliciren. Das herangezoge Beispiel des Seifenschaumes sollte nur an einem, jedermann leicht zugänglichen Experiment darthun, dafs ein von einer dehnbaren Wand umschlossener Raum sich mitten in einem Gewebe nach den Seiten der kleinsten Widerstände ausdehnen und mächtig vergröfsern kann, selbst wenn der Druck in seinem Innern erheblich kleiner ist als in den umgebenden Gewebe-Zellen. Krabbe fand bei seinen Untersuchungen der Cambialregion, dafs nicht bei allen Bäumen die jugendlichen Holzzellen in das Lumen der Gefäfszellen eingewölbt sind, sondern dafs man auch Vorwölbungen in der umgekehrten Richtung vorfindet, dafs alfo da in den Gefäfszellen der höhere Turgor herrscht. Beide nach Krabbe heterogen erscheinenden Fälle sind aber im Princip gar nicht verschieden. Sobald nämlich der Widerstand in der Gefäfszellmembran, sei derselbe nun durch Elasticitätsmodul oder verschiedene Dicke bedingt,[1]) dem der Holzzellmembran überlegen ist, so mufs der Turgor in der Gefäfszelle entsprechend steigen, um eine stärkere Ausdehnung derselben zu ermöglichen. In letzterem Falle sind dann die Wände der Gefäfszelle nach aufsen convex.

hängen eben die Vergröfserungen und Verschiebungen der einzelnen Zellen unter einander ab. Der hydrostatische Rindendruck und die Sonderwiderstände, die sich der Vergröfserung einer Zelle im Cambialgewebe entgegenstellen, dürfen durchaus nicht zusammengefafst werden. Es liegt insofern im Cambialgewebe etwas ähnliches vor, wie in dem Gewebe des Seifenchaumes, das ja im übrigen auch unter dem allgemeinen gleichseitigen Druck der Atmosphäre steht.

1) In Verbindung mit dem Gegendruck des umgebenden Gewebes.

Aus den Krabbe'schen Beobachtungen wäre daher nur der Schluſs zu ziehen, daſs der Widerstand, welcher der Ausdehnung der jungen Gefäſszelle entgegensteht, bei verschiedenen Pflanzen ein sehr wechselnder ist; daſs die Gefäſszelle bei der einen einen höheren Turgor nötig hat um sich auszudehnen, daſs bei der andern aber schon, dank einer leichter dehnbaren Membran, ein geringerer Turgor als in den umgebenden Zellen ausreicht, um ein stärkeres Wachstum zu veranlassen.

Es geht aus den hier gegebenen kurzen Ausführungen wohl zur Genüge hervor, wie nichts dagegen spricht, daſs auch bei den Zellmembranen höherer Pflanzen dasselbe Wachstum durch Dehnung und Apposition vorliegen kann, wie bei den genauer untersuchten Algen. Denn der Nachweis, daſs eine Volumvergröſserung ohne Turgor stattfindet, würde ja, wie weiter oben schon ausgeführt ist, die Annahme eines ausschliesslichen Appositionswachstums unter allen Umständen abweisen.

Aus dem, was sich bei den genauer untersuchten Algen über die Bildung, die Eigenschaften und die Vergröſserung der Cellulosehülle der pflanzlichen Zelle ergeben hat, und nach dem geführten Nachweis, daſs ein vom Turgor unabhängiges Flächenwachstum der Cellulosehülle bisher nicht beobachtet ist,[1]) dürfen wir erwarten, daſs auch für die Zellen höherer Pflanzen einmal ein ähnliches Appositionswachstum experimentell nachgewiesen werden kann, wie es hier für einige Syphoneen geschehen ist. Wir dürfen dies um so mehr erwarten, als durch viele genaue Beobachtungen in den letzten Jahren ein reiches Material gesammelt ist, welches durchweg der Annahme einer allgemeinen Verbreitung des Appositionswachstums günstig ist.

In wie weit die, bei einigen Syphoneen und anderen Meeresalgen angewandte Methode der Färbung auch auf andere Versuchsobjekte übertragbar ist, in wie weit sich auch noch andere Methoden zu experimentellen Studien heranziehen lassen, das muſs, wie die Art des Membranwachstums selbst, in jedem einzelnen Falle festgestellt werden.

---

1) In fortwachsenden Pollenschläuchen treten Diaphragmen und Inhaltspfropfe auf, welche die turgescirende Spitze vom schlaffen Hinterende trennen. S. u. a. Strasburger, Zellbildung 1880. Taf. XIII.

Erklärung der Abbildungen.

1. Blau gefärbtes und dann weiter gewachsenes Rhizom von *Caulerpa prolifera*. Die Spitze und zwei Blattsprosse sind mit ungefärbter junger Membran durchgebrochen; ebenso die jüngste Wurzel. p ist ausgetretenes Protoplasma. Etwas vergrössert. (Text pag. 121.)

1a. Eine vordere Partie der Figur 1 stärker vergröfsert. Die alte Membran ist schollenartig zerrissen.

2. Stück eines anderen Rhizoms an der Grenze von gefärbter und neugebildeter Membran. Der hellblaue Teil rechts war während des Färbens innere Zellwand, ist aber jetzt nach starker Dehnung cuticularisirt und vorn gesprengt. Der dunkelblaue Teil ist die ebenfalls gesprengte Cuticula der alten Membran. (Vergrössert.) (pag. 121.)

3. Querschnitt durch ein gefärbtes und dann weiter in die Dicke gewachsenes Rhizom. Dunkelblau: Cuticula; hellblau: früher vorhandene Membranschichten; weifs: neue Verdickungsschichten. Bei *W* ist eine junge Wurzel getroffen, welche 2 Tage nach dem Färben ausgetreten war, vergröfsert. (pag. 124.)

4. Ansatzstelle eines „Balkens" (einer Cellulosefaser); stärker vergrössert. (pag. 125.)

4a. Ansatzstelle eines Balkens. Mit Quellungsmitteln behandelt. Der Balken durchsetzt scheinbar in gleichmäfsiger Dicke die peripherische Wand. (pag. 125.)

5 Eine schräg verlaufende und teilweise eingeschlossene Faser (f). Ursprünglich waren nur die blauen Schichten vorhanden. Die weifsen sind nach dem Färben gebildet worden, und zwar zunächst die äussere weifse Schicht a mit dem Verdickungsring um den Balken, dann ist dieser von der innersten Schicht i überdeckt worden und nicht mehr gewachsen.

6. Längsschnitt durch ein Caulerpa-Rhizom; links jüngere, rechts ältere Partie; etwas schematisirt. (pag. 125.)

7. a) Blatt von *Caulerpa prolifera*, seit längerer Zeit abgeschnitten und proliferirend. *s* junge Sprosse, welche die Membran des Blattes *B* durchbrechen. (pag. 126.)

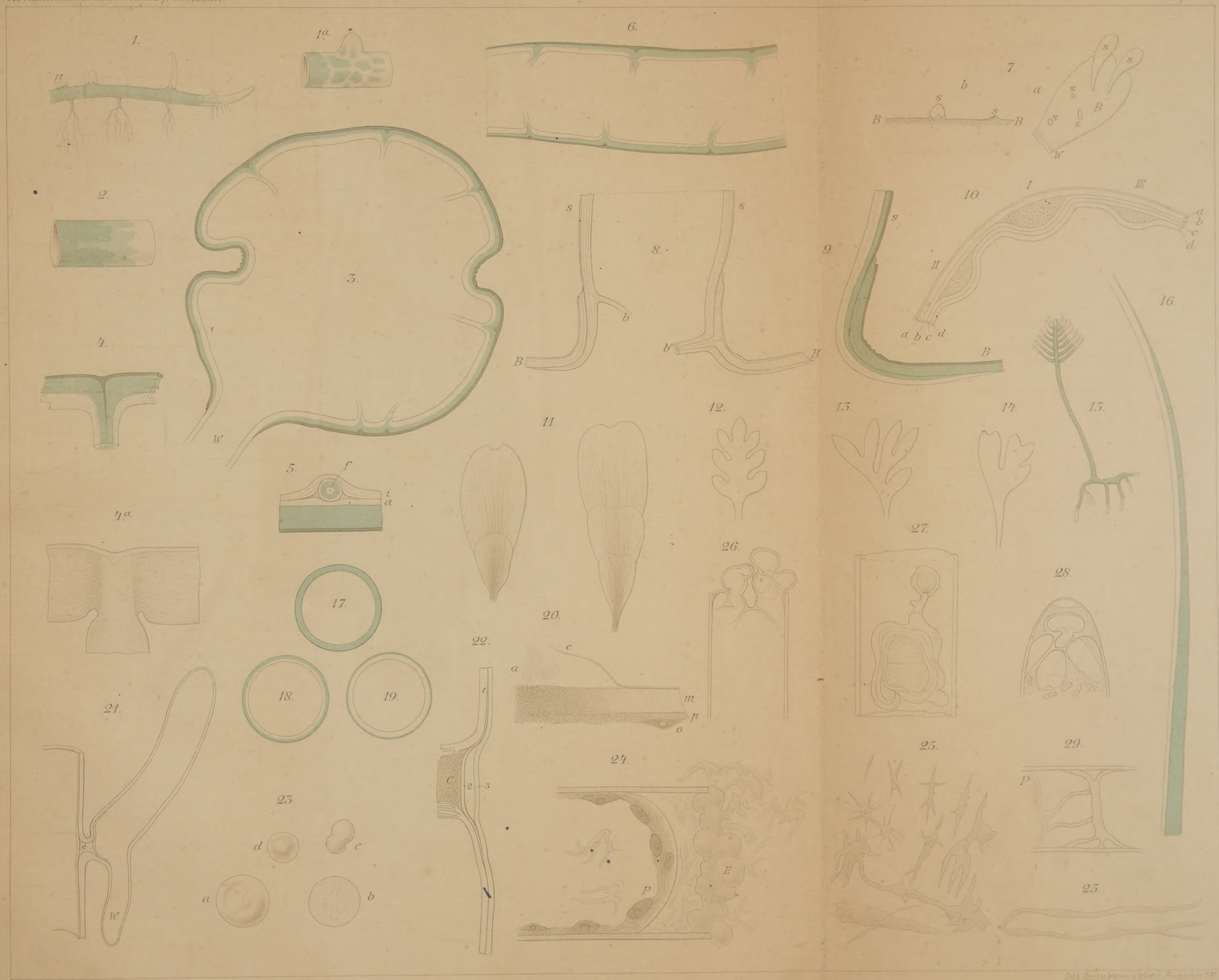
   b) Jüngere Sprosse desselben Blattes stärker vergröfsert und die Sprengung zeigend.

8. Längsschnitt durch ein normal proliferirendes Blatt an der Ansatzstelle eines jungen Sprosses. Die Membran *B* des Blattes gesprengt, *s* die Membran des Sprosses, die sich innen an die Blattmembran auflegt. b′ junger Balken des Sprosses, b″ älterer Balken des Blattes, von der Sprofs-Membran mit bedeckt und deshalb stark verdickt. (pag. 126.)

9. Ein Stück Membran aus einem ähnlichen Schnitt. Blatt und jugendlicher Sprofs waren mit Berliner Blau gefärbt. Der Sprofs hat beim Weiterwachsen (weifse) Verdickungsschichten aufgelagert.

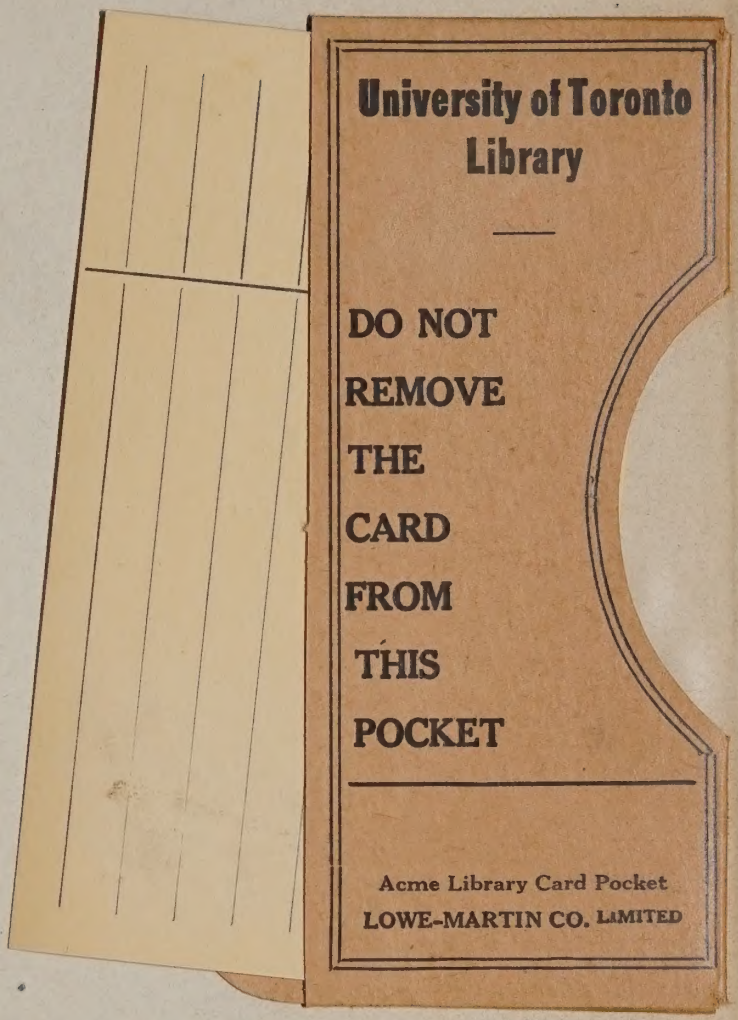
10. Ein Stück Membran des Caulerpa-Rhizoms nach Aetzungen mit übermangansaurem Kali. I, II, III sind nacheinander gebildete Plasmapfropfe. I. wurde erzeugt, als die Membran die Dicke der Schicht a hatte, II nachdem b als Verdickung gebildet war, III nachdem c, welche Schicht über II hinwegläuft, entstanden war. Die innerste Verdickungsschicht der Membran (d) läuft auch über III weg. Schematisirt. (pag. 127.)

11. Blätter von *Caulerpa prolifera,* die zeitweise im Wachstum stille gestanden hatten; das linke einmal (an der punktirten Linie, welche den Stand der gesprengten alten Membran markirt), das rechte zweimal weiter gewachsen. Die nervenartigen Linien sind starke, chlorophyllkörperführende Protoplasmaströme. (pag. 130)
12, 13 und 14. Verschiedene Formen fiederteiliger Blätter von *Caulerpa prolifera,* aus normalen Blättern ausgesprofst. (pag. 131.)
15. *Bryopsis muscosa* etwas schematisirt und vergröfsert. Pflanze blau gefärbt und 14 Tage weiter gewachsen. Sämtliche Spitzen weifs durchgewachsen. (pag. 132.)
16. Längsschnitt durch einen Theil der Membran in der Nähe der fortwachsenden Spitze von *Derbesia Lamourouxii.* Das Spitzenwachstum durch Dehnung und Sprengung der älteren blau gefärbten Membranschichten zeigend. (Zeiss' D, Oberhäuser'scher Zeichenapparat.) (pag. 133.)
17. 18 u. 19. Querschnitte durch eine gefärbte und weiter gewachsene Derbesia in verschiedener Höhe der Pflanze. 17. in einer tieferen basalen Region, 18. näher an der Spitze, 19. noch näher an derselben. Wanduug verhältnismäfsig zu dick gezeichnet. (pag. 135.)
20. Membranstück von *Derbesia,* p Protoplasma, o Chlorophyllkörper, c abgelöste Cuticula, m die Membran, auf deren linke Seite Schwefelsäure eingewirkt hat. Dieselbe zeigt dort Zerfall in Körnchen, denen des Protoplasmas ähnlich. Mit Chlorzinkjod färbte sich die linke Partie wie das Protoplasma rotbraun, die rechte schmutzig blau-violett; a eine Wolke feinkörniger Masse, die mit Chlorzinkjod prachtvoll dunkelblau wird und jedenfalls aus der Membran stammt, deren blauviolette Farbe sie auf der rechten Partie bedingt. (pag. 142.)
21. Fiederzweig von *Bryopsis muscosa* in der Umwandlung zu einem selbständigen Individuum. c callöse Verschlufsmasse, über welche sowohl seitens der Mutterachse als seitens des Fiederzweigs eine Membran gelegt ist. *W* junge Wurzel des Fiederzweigs. Mit Eau de Javelle aufgehellt. (pag. 146.)
22. Wundnarbe an der Ansatzstelle eines Fiederzweiges von Bryopsis; c callöse Verschlufsmasse. 1. alte Membran, 2. Wundmembran, 3. Verdickungsschicht der alten Membran deutlich aufgelagert, über die Wundmembran weglaufend. (pag. 146.)
23. Eiweifsartige Kugeln aus dem Zellsaft von Derbesien; a gewöhnliches Aussehen, b mit radial verlaufenden Spindeln, d bei Quellung, c Zwillinge. (pag. 147.)
24. *E* Wundverschlufs bei *Derbesia* durch die quellenden Kugeln und Fäden. *P* Wieder vordringender Protoplasmaschlauch. (pag. 148.)
25. Entstehung der eiweifsartigen fadenförmigen Gebilde, welche das Irisiren von Derbesien und Bryopsis verursachen. (pag. 148.)
26 Eigenartige Membranbildung an der Wundstelle. (Derbesia.) (pag. 151.)
27. Wiederholte Membranbildung des kontrahirten Protoplasmakörpers von *Derbesia Lamourouxii* (in einer offenen Schale mit Seewasser gehalten). (pag. 151.)
28. Eigenartiges Cellulosegerüst an der im Wachstum gestörten Spitze einer *Derbesia.* (pag. 151.)
29. Scheidewand- und Balkenbildung im Innern eines Zellschlauchs einer *Derbesia Lamourouxii.* (pag. 151.)



F. Noll ad nat. del.

Lith. Anst. v. Werner & Winter, Frankfurt a/M.


University of Toronto
Library
DO NOT
REMOVE
THE
CARD
FROM
THIS
POCKET
Acme Library Card Pocket
LOWE-MARTIN CO. LIMITED